SÉRIE , N°
N° D'ORDRE :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR-INGENIEUR

PAR

Hossein KHATIB-CHAHIDI

1re THÈSE

Contribution à l'étude génétique et cytogénétique de Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds. et de leurs descendances issues de croisements en retour

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Étude génétique et cytogénétique des polyploïdes

Soutenues le 23 Mai 1966 devant la Commission d'Examen :

MM. LAMOTTE — Président.
GORENFLOT, DEMARLY — Examinateurs.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544322_0009

Série , N°
N° d'ordre :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR-INGENIEUR

PAR

Hossein KHATIB-CHAHIDI

1re THÈSE

Contribution à l'étude génétique et cytogénétique de Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds. et de leurs descendances issues de croisements en retour

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Étude génétique et cytogénétique des polyploïdes

Soutenues le Mai 1966 devant la Commission d'Examen :

MM. LAMOTTE Président.
GORENFLOT, DEMARLY } Examinateurs.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

UNIVERSITE DE PARIS

FACULTE DES SCIENCES DE PARIS

PROFESSEURS

Le Doyen . . . . M. ZAMANSKY

PRENANT	T	Anatomie & histologie comparée
GRASSE	T	Evolution des êtres organisés
PREVOST	T	Chimie organique
WYART	T	Minéralogie & cristallographie
TEISSIER	T	Zoologie
AUGER	T	Physique quantique & relativité
MONNIER	T	Physiologie générale
PIVETEAU	T	Paléontologie
ROCARD	T	Physique E.N.S.
CARTAN	T	Mathématiques E.N.S.
LAFFITTE	T	Chimie générale
N.....	T	Géométrie supérieure
COULOMB	T	Physique du globe
Mlle COUSIN	T	Biologie animale SPCN
CHRETIEN	T	Chimie minérale
BOCQUET	T	Zoologie
KASTLER	T	Physique E.N.S.
EPHRUSSI	T	Génétique
GAUTHERET	T	Biologie végétale CPEM
LUCAS R.		Recherches physiques
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire
MORAND	T	Physique enseignement
SOLEILLET	T	Physique CPEM
FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides
DRACH	T	Zoologie
QUENEY	T	Météorologie & dynamique de l'atmosphère
GALLIEN	T	Embryologie
EICHHORN	T	Botanique
DE CUGNAC	T	Biologie végétale SPCN
Mlle CAUCHOIS	T	Chimie physique
THELLIER	T	Physique du globe
PONCIN	T	Mécanique générale
DUBREIL	T	Arithmétique & théorie des nombres
QUELET	T	Chimie organique
GAGNIARD	T	Géophysique appliquée
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire
CUVILLIER	T	Micropaléontologie
JUNG	T	Géologie
TRILLAT	T	Microscopie & diffraction électronique
WIEMANN	T	Chimie organique & structurale
VASSY	T	Physique de l'atmosphère
DESTOUCHES	T	Théorie physique
AMIEL	T	Chimie générale
HOCART	T	Minéralogie & cristallographie
MATHIEU J.P.	T	Physique optique
COUTEAUX	T	Cytologie
CHOQUET	T	Théorie des fonctions & topologie
FELDMANN	T	Biologie végétale marine
JOST	T	Physiologie comparée
FORTET	T	Calcul des probabilités & physique mathématiques
SCHWARTZ	T	Calcul différentiel & intégral
CHOUARD	T	Physiologie végétale
MALVARD	T	Aviation (technique aéronautique)

BRELOT	T	Analyse supérieure
NORMANT	T	Synthèse organique
BENARD	T	Chimie appliquée
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie
DUGUE	T	Statistique mathématique
ULRICH	T	Physiologie végétale appliquée
KIRRMANN	T	Théories chimiques
CHADEFAUD	T	Botanique
Mlle LE BRETON	T	Physiologie de la nutrition
LELONG	T	Application de l'analyse à la géométrie
DEVILLERS	T	Anatomie et histologie comparées
EHRESMANN	T	Topologie algébrique
FRANÇON	T	Physique SPCN
GLANGEAUD	T	Géographie physique, géologie dynamique
DODEMENT	T	Mathématiques MGP
PISOT	T	Technique mathématique de la physique
ROCH	T	Géologie
SCHATZMANN	T	Astrophysique
TERMIER	T	Géologie générale
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales
LENNUIER	T	Physique MGP
ROUTHIER	T	Géologie appliquée
Mme TONNELAT	T	Physique théorique
DIXMIER	T	Mathématiques MPC
SOUCHAY	T	Chimie générale
AIGRAIN	T	Electrotechnique
BRUSSET	T	Chimie systématique
LEVY	T	Physique théorique des hautes énergies
Mme CHAIX	T	Chimie biologique
Mme HUREL PY	T	Biologie végétale CPEM
PANNETIER	T	Chimie générale I
BRUN	T	Mécanique des fluides I
Mme DUBREIL	T	Mathématiques (Agrégation)
Mme LELONG	T	Mathématiques II E.N.S.
BELLAIR	T	Géologie SPCN
COTTE	T	Physique électricité
DUBOIS J.E.	T	Chimie organique physique
LAMOTTE	T	Zoologie E.N.S.
OLMER	T	Energétique générale
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée
BARCHEWITZ	T	Chimie physique
BROSSEL	T	Physique atomique
BUSER	T	Physiologie comparée
CAMUS	T	Physiologie végétale
CURIEN	T	Minéralogie & cristallographie
POSSOMPES	T	Zoologie
PULLMANN	T	Chimie quantique
TEILLAC	T	Physique nucléaire & radioactivité
VILLE	T	Econométrie
WILLEMART	T	Chimie CPEM
FREYMANN	T	Recherches physiques
ROLLET	T	Chimie minérale
Mlle JOSIEN	T	Chimie SPCN
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique & théories des groupes
GERMAIN	T	Mécanique théorique des fluides
LUCAS G.	T	Géologie
ALLARD	T	Chimie physique
BERTHELOT	T	Physique des particules fondamentales
BRICARD	T	Météorologie
Mme ALBE-FESSARD	T	Psycho-physiologie
JULIA M.	T	Etude des molécules naturelles complexes
MAGAT	T	Physico-chimie des rayonnements
Mlle QUINTIN	T	Electrochimie
MONOD	T	Chimie du métabolisme

DE POSSEL	T	Analyse numérique
CHARLOT	T	Chimie analytique
MATTLER	T	Physique SPCN
CHATELET	T	Chimie CPEM
BOUISSIERES	T	Radiochimie
Mme COUTURE	T	Thermodynamique & mécanique physique
FRANC	T	Biologie animale CPEM
SCHNELL	T	Botanique tropicale
STOLKOWSKI	T	Physiologie générale
ACHER	T	Chimie biologique
BAUDOIN	T	Biologie animale CPEM
BEAUMONT		Biologie animale SPCN
BLAMONT		Géophysique ionosphère
BOUREAU	T	Botanique
CURIE D.		Physique MGP
DURAND DELGA	T	Géologie
HELLER	T	Physiologie végétale
TORTRAT	T	Calcul des probabilités
CAILLEUX	T	Géologie SPCN
MAGNAN	T	Mécanique ondulatoire
Mlle FOURCROY		Biologie végétale SPCN
Mme CHOQUET BRUHAT		Mécanique analytique & mécanique céleste
Mlle VEIL	T	Physiologie générale
LWOFF	T	Microbiologie
SIESTRUNCK	T	Mécanique physique & mécanique expérimentale
CABANNES	T	Mécanique générale
CAIRE	T	Géographie physique & géologie dynamique
COMOLET		Mécanique des fluides
DELLOUE	T	Physique de l'exosphère
HOUILLON		Biologie animale CPEM
OLIVIER		Anthropologie
SAMUEL	T	Mathématiques (E.N.S. Jeunes filles)
THIRY	T	Mécanique céleste
ABELES	T	Physique SPCN
AMAT	T	Thermodynamique
AUBOIN	T	Géologie
Mme BENOIT-GUEUTAL	T	Physique nucléaire & radioactivité
BOUGIS		Biologie végétale marine Villefranche S/Mer
RIGAUDY	T	Chimie SPCN
COLLONGUES		Chimie CPEM
DUBERT		Biochimie
NOZIERES		Physique générale
CADIOT		Chimie organique
IVANOFF		Océanographie physique
FRANÇOIS		Zoologie
TALBOT		Génie chimique
Mme NOUGAREDE		Botanique
BRUHAT	T	Mathématiques MPC
FOURNET		Electricité générale
DEHEUVEIS	T	Mathématiques propédeutique
FURON	T	Géologie SPCN
Mme GANS	T	Génétique
GENEVES		Biologie végétale CPEM
HUPE	T	Pétrographie
HOLLANDE	T	Biologie générale
LIONS	T	Analyse numérique
MAITTE	T	Chimie organique
NICOLAS		Géologie appliquée
PANIGEL		Biologie générale
RAVIER	T	Pétrographie
MOREL F.	T	Physiologie comparée
ROSEAU	T	Mécanique théorique des fluides
ROUBINE		Electronique E.S.E
SILBER	T	Chimie CPEM
UEBERSFELD	T	Electronique
YVON	T	Théories physiques
HERVE	T	Mathématiques
Mme PECKER-WIMEL	T	Astrophysique

BALKANSKI		Physique MPC
LE CORRE	T	Electricité
NATAF	T	Physique nucléaire & radioactivité
ECHALIER		Biologie animale CPEM
BARRAUD	T	Physique CPEM
DARS		Géologie structurale & appliquée
CAMEFORT	T	Botanique (agrégation)
VICHNIEWSKY	T	Mécanique industrielle
SIGWALT	T	Chimie SPCN
BLAQUIERE		Electronique
BARUCH		Physique propédeutique
ARNOUS	T	Physique théorique
SLONIMSKI		Génétique
MALLIAVIN	T	Mathématiques propédeutique
GAUDEMAR		Chimie propédeutique
BROUSSE	T	Mécanique théorique
ROSCH	T	Astronomie
GUY	T	Physique expérimentale
LAZARD		Mathématiques MPC
MOREL P.		Physique MPC
ARSAC		Programmation
LEFEBVRE		Chimie MPC
BOK		Physique propédeutique
CHAPEVILLE		Biochimie
BENOIT		Physique CPEM
RIO		Chimie CPEM
JAUZEIN		Géologie ENS
PREVOST G.		Biologie végétale CPEM
FAVARD P.		Biologie animale CPEM
Mme CHARNIAUX-COTTON		Evolution des êtres organisés
Mlle FICINI		Chimie CPEM
LEQUEUX		Astronomie
COHEN TANNOUDJI		Physique atomique
TAVERNIER		Physique CPEM
DURAND Michel		Biologie animale SPCN
PASCAUD		Physiologie
Mme PETIT		Biologie animale CPEM
CAGNAC		Physique (agrégation)
FALK-VAIRANT		Physique nucléaire
BENZECRI	T	Statistique
KRASNER	T	Mathématiques
VINH MAU		Physique MGP
DUQUESNES		Physique CPEM
SCHUTZENBERGER		Programmation
TREMILLON		Chimie MPC
FAYARD		Chimie MPC
BUVET		Chimie CPEM
AUTHIER		Physique MPC
PICINBONO	T	Physique CPEM
BONNEFILLE		Electrotechnique
Mme PUISEUX DAO		Biologie végétale

Le Secrétaire Général

R. POULLAIN

UNIVERSITE DE PARIS

FACULTE DES SCIENCES D'ORSAY

PROFESSEURS

MANGENOT	T	Biologie végétale
JACQUINOT	T	Optique
GUINIER	T	Electricité & physique des solides
GRIVET	T	Electronique
BLANC-LAPIERRE	T	Accélérateur linéaire
L'HERITIER	T	Génétique des virus
LEMEE	T	Ecologie végétale
MOYSE	T	Physiologie végétale
DODE	T	Chimie thermodynamique
DENY	T	Mathématiques
RIVIERE	T	Géologie générale & sédimentologie
MICHEL	T	Chimie minérale
MAY	T	Anatomie comparée
DELANGE	T	Mathématiques
CHAPELLE	T	Physique expérimentale
LACOMBE	T	Métallurgie
BENOIT	T	Physiologie générale
GUINOCHET	T	Biologie végétale SPCN
NERON	T	Mathématiques
NOZERAN	T	Botanique approfondie
CASTAING	T	Thermodynamique
ELLENBERGER	T	Géologie structurale
LEDERER	T	Chimie biologique
RIZET	T	Génétique
LENDER	T	Biologie animale SPCN
POITOU	T	Mathématiques
FREON	T	Chimie organique
TONNELAT	T	Biologie physico-chimique
BRUNN	T	Géologie historique
JEAN	T	Physique nucléaire
BERGERARD	T	Zoologie
ROGER	T	Paléontologie
LEFORT	T	Chimie nucléaire
LAGARRIGUE	T	Physique des hautes énergies
JULLIEN	T	Chimie structurale organique
ARNULF	T	Optique
ROUAULT	T	Diffraction électronique
MARECHAL	T	Optique théorique et appliquée
MAZET	T	Mécanique générale
DAVID	T	Chimie (agrégation)
GUERIN	T	Chimie des gaz et des combustibles
LESIEUR	T	Mathématiques MPC et algèbre
KOURGANOFF	T	Astronomie
ARNOULT	T	Physique électronique
KAHANE	T	Mathématiques
BROCHARD	T	Physique propédeutique
Mme ROIZEN	T	Physique CPEM
BERTEIN	T	Electronique
MALGRANGE	T	Mathématiques
CORABOEUF	T	Physiologie animale
FRIEDEL	T	Physique des solides
CHEVAUGEON	T	Cryptogamie
MEYER	T	Physique théorique & atomique
LEHMANN	T	Accélérateur linéaire
CHABBAL	T	Physique propédeutique
DELCROIX	T	Physique des plasmas
CERF	T	Mathématiques
D'ESPAGNAT	T	Physique théorique

SCHAEFFER	T	Microbiologie
DE GENNES	T	Physique des solides
Mme MARTY		Physique propédeutique
GOURDIN		Physique théorique
PEREZ-Y-JORBA		Physique propédeutique
GORENFLOT		Biologie végétale SPCN
RIOU		Physique nucléaire
BROUSSE		Géologie SPCN
LIORET		Physiologie végétale
CLAUSER		Chimie biologique
JANCOVICI		Physique atomique
LURCAT		Physique propédeutique
LE BERRE		Entomologie
LAVOREL		Biophysique
PERIO		Physique propédeutique
FETIZON		Stéréochimie
CHEMLA		Chimie des isotpes
MAZIERES		Chimie SPCN
VILKAS		Chimie CPEM
BLANDIN		Physique des solides
BRUN		Génétique
MERCOUROFF		Physique (agrégation)
ANDRE		Microscopie électronique
CHEVALLIER		Physiologie animale
Mlle MARCOU		Biologie cellulaire CPEM
BOURDU		Physiologie végétale
BERKALOFF		Biologie animale CPEM
Mlle LEFORT		Biologie cellulaire CPEM
Mme LAMBERT		Physique CPEM
BIZOT		Physique MPC
GUIRAUD		Mécanique
LABOUESSE		Chimie SPCN

Je dédie cette thèse :

A MON FRERE, DJAVAD

A CEUX QUI FURENT MES MAÎTRES

SOMMAIRE

I - INTRODUCTION . . . . . - 8 -

II - MATERIEL ET TECHNIQUES . . . . . - 10 -

A - Matériel . . . . . - 10 -

B - Mensurations . . . . . - 12 -

1) Plantes
Obtention des préparations . . . . . - 12 -

2) Chromosomes
Opérations photographiques . . . . . - 13 -
Calcul des erreurs . . . . . - 14 -

III - MORPHOLOGIE CHROMOSOMIQUE DES ESPECES PARENTALES . . . . . - 20 -

A - Introduction . . . . . - 20 -

B - Etablissement des caryogrammes . . . . . - 21 -

C - Variations chromosomiques . . . . . - 32 -

1) Variations qualitatives . . . . . - 32 -
2) Forme . . . . . - 37 -
3) Variations quantitatives . . . . . - 39 -

D - Comparaison de caryotypes des deux espèces . . . . . - 48 -

E - Conclusion . . . . . - 52 -

IV - MORPHOLOGIES CHROMOSOMIQUES DES PLANTES R_1 . . . . . - 55 -

A - Introduction . . . . . - 55 -

B - Tri des chromosomes appartenant aux génomes des parents recurrents . . . . . - 55 -

C - Cas particulier de la plante 16L 2 . . . . . - 56 -

D - Etablissement des caryogrammes . . . . . - 57 -

E - Identification des chromosomes apportés par les gamètes de l'hybride F_1 . . . . . - 57 -

1) Cas général . . . . . - 62 -
2) Cas de R_1L . . . . . - 62 -
3 Cas de R_1F . . . . . - 63 -
4) Cas de la plante 16L 2 . . . . . - 63 -

F - Test de validité des mesures et des classifications chromosomiques effectuées . . . . . - 64 -

G - Confrontation des résultats obtenus . . . . . - 64 -

H - Variations qualitatives des chromosomes à constriction secondaire provenant des parents récurrents. . . . . - 69 -

I - Conclusions . . . . . - 73 -

V - CARACTERES MORPHOLOGIQUES EXTERNES DES PLANTES ANALYSEES ET LEURS CORRELATIONS AVEC LES COMBINAISONS CHROMOSOMIQUES . . . . - 75 -

A - Définition des caractères morphologiques externes . . . - 75 -

1) Caractères morphologiques qualitatifs . . . . . - 75 -

2) Caractères morphologiques quantitatifs . . . . . - 77 -

B - Recherche de corrélations entre combinaisons chromosomiques et caractères morphologiques des plantes analysées . . . . . - 79 -

1) Caractères qualitatifs . . . . . - 79 -

2) Caractères quantitatifs . . . . . - 87 -

C - Discussion et conclusion . . . . . - 90 -

VI - RELATION PROBABLE ENTRE LES GENOMES DE *Lolium perenne* et de *Festuca pratensis* . . . . . - 93 -

VII - CONCLUSIONS . . . . . - 99 -

Résumés . . . . . - 102 -

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES . . . . . - 104 -

AVANT-PROPOS

La réalisation technique de ce travail a eu pour cadre le laboratoire de Cytogénétique du Centre National de Recherches Agronomiques à Versailles, où j'ai acquis, sous la direction de Mr ESSAD, la base pratique de mes connaissances en Cytologie.

Mes recherches n'ont pu aboutir que grâce à l'aide inestimable, aux encouragements et aux directives de mon Maître, Monsieur le professeur LAMOTTE. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma vive gratitude et de mon respectueux attachement. Je tiens à le remercier également d'avoir bien voulu me faire l'honneur de présider le jury de cette thèse.

C'est un très agréable devoir pour moi que d'assurer Monsieur le professeur GORENFLOT de ma profonde reconnaissance et de mon admiration pour la valeur de ses conseils et le temps qu'il a bien voulu me consacrer au cours de la rédaction de ce texte. Qu'il soit remercié d'avoir apporté à ce travail la caution de sa haute compétence.

Je suis heureux d'exprimer également ma gratitude à Monsieur le Dr. DEMARLY pour les encouragements et l'aide qu'il a bien voulu porter sur ce travail, ainsi que pour son enseignement au Diplôme d'Etude Approfondie de Génétique Quantitative et Génétique Appliquée.

Qu'il me soit permis d'adresser mes vifs remerciements à Messieurs les professeurs EICHHORN, VESSEREAU et LEFORT ainsi qu'à Madame THOMAS et à Messieurs GENERMONT, MENES, ROUSSEL et ROUVIER, qui m'ont apporté aide et conseils.

I - INTRODUCTION

Lolium perenne L. aux inflorescences en épis et aux épillets sessiles, Festuca pratensis Huds. aux inflorescences en panicules et aux épillets pédicellés, sont deux espèces appartenant à la grande famille des Graminées.

Le botaniste G. ROUY (1913) les plaça dans des sous-ordres différents, SECALINEAE et FESTUCINEAE. En 1960, H. PRAT leur assigna deux tribus différentes, HORDEES et FESTUCEES, sous-famille des FESTUCOIDEES.

Malgré cette séparation systématique extrêmement profonde, ces deux espèces présentent beaucoup de caractères communs. Elles possèdent un épiderme semblable (I. DAVIES, 1959). Leur teneur qualitative et quantitative en glucides solubles est équivalente (A.de CUGNAC et H. BELVAL 1941, M. Mc LEOD et H. Mc CORQUODAL 1958). Seule la forme des prismes nervaires de l'épiderme supérieur des feuilles les oppose l'une à l'autre (J. KNOLL, 1929). En revanche, sur le plan des caractères morphologiques, elles montrent une ressemblance profonde (G.L. STEBBINS, 1956). Quant aux caractéristiques caryosystématiques, les deux espèces possèdent chacune 2n = 14 chromosomes (nombre de base 7, caractéristique de toutes les espèces des Graminées).

Il doit être possible de préciser les relations existant entre L. perenne et F. pratensis en déterminant avec précision la morphologie chromosomique des deux génomes et en procédant par la suite à l'étude comparée de ces derniers. Une telle étude suppose la connaissance préliminaire des variations qualitatives et quantitatives des chromosomes à l'intérieur des cellules et entre elles.

Sur le plan agronomique, L. perenne fournit un fourrage de bonne qualité (peu lignifié), tandis que F. pratensis, plus rustique que le premier, résiste au froid, à la sécheresse et aux rouilles.

Un des objectifs à atteindre dans le domaine de l'amélioration des plantes consiste à obtenir des hybrides présentant la synthèse des qualités des deux espèces parentales.

Dès 1790, G. SWAYNE mentionne l'existence d'hybrides naturels de L. perenne × F. pratensis. Il faut attendre T.J. JENKIN (1933) pour que cette possiblité soit scientifiquement établie et que l'on assiste à la réalisation artificielle de tels hybrides. Depuis, beaucoup d'auteurs ont tenté d'obtenir des hybrides entre ces deux espèces, avec des taux de réussite

extrêmement variés allant de 0,3 (S. ESSAD, 1962) jusqu'à 40 % (J.D.H. REUSCH, 1959a). On peut cependant admettre que les souches originaires des stations où l'on rencontre des hybrides naturels, offrent une possibilité accrue d'hybridation; ce qui pourrait expliquer, en partie au moins, les grandes différences dans les taux de réussite obtenus par ces auteurs.

L'étude de la méiose mâle des hybrides réalisés, montre que les chromosomes parentaux s'apparient parfaitement et qu'il est possible d'observer des chiasmas formés en prophase 1 (F.H. PETO 1933, S. ESSAD 1962).

Est-il possible de préciser, d'une part que cet appariement se fait entre chromosomes homéologues, d'autre part que les chiasmas observés aboutissent à des interchanges chromosomiques? Dans ce cas, quelle est l'importance de la part prise par chacune des deux espèces chez les individus appartenant à la deuxième génération hybride?

Etant donnée l'indéhiscence staminale de l'hybride F_1, l'obtention de la génération F_2 est limitée exclusivement au procédé du croisement en retour (Back-Cross) par chacun des deux parents. Cette génération F_2 présente un phénotype qui correspond, en général, à celui de L. perenne dans le cas d'un rétrocroisement avec cette espèce et à celui de l'hybride F_1 dans le cas où F. pratensis est utilisé.

Pour expliquer ce fait, les auteurs sont unanimes à incriminer un processus sélectif qui tend à éliminer, dans les gamètes de l'hybride F_1, les caractères de F. pratensis.

Peut-on justifier cette hypothèse par l'étude approfondie des combinaisons chromosomiques des gamètes viables issus de l'hybride F_1?

Etant donné le rôle important des chromosomes, en tant que support du matériel génétique, dans la réalisation des phénotypes, l'identification de la composition chromosomique de ces combinaisons permet-elle d'établir des relations entre ceux-ci et les caractères morphologiques des plantes analysées?

Enfin, grâce aux informations acquises, peut-on tracer la ligne d'évolution caryologique des deux espèces, ayant pour point de départ L. perenne ou F. pratensis?

C'est pour tenter de résoudre cet ensemble de problèmes que ce travail a été entrepris.

II - MATERIEL ET METHODES

A - MATERIEL

Le matériel nous a été fourni par le Laboratoire de Cytogénétique du Centre National de Recherches Agronomiques.

Les plantes qui ont fait l'objet de cette étude ont été cultivées, sur sol de limon, à Versailles. Lolium perenne L. et Festuca pratensis Huds. sont représentés respectivement par les souches S.52 et M. 115; S.52 est issu de la souche S.24 d'Aberystwyth et M.115 d'une population de Fétuque des prés, originaire de Marquoise (Manche). Parmi les plantes nées de leur croisement se trouve LF 16. Les descendances des croisements en retour s'appellent R_1 : ainsi R_1L se rapporte aux plantes provenant du croisement LF 16♀ × L. perenne, et R_1F à celles fournies par le croisement LF 16♂ × F. pratensis. Cinq plantes ont été étudiées dans chacune de ces deux catégories (fig.n° 1).

- Catégorie R_1L : 16L 1, 16L 2, 16L 6, 16L 9 et 16L 19.
- Catégorie R_1F : 16F 4, 16F 8, 16F 10, 16F 13, 16F 16 et 16F 18.

Chacun de ces onze descendants a été éclaté en trois plantes. Toutes ces plantes ont fait l'objet de nos investigations. Le nombre d'éclats pour chacun des parents, S.52 et M.115, a été de 5. Une seule plante représentant LF 16 (l'hybride F_1) a été analysée pour permettre de vérifier les résultats obtenus par les différents auteurs.

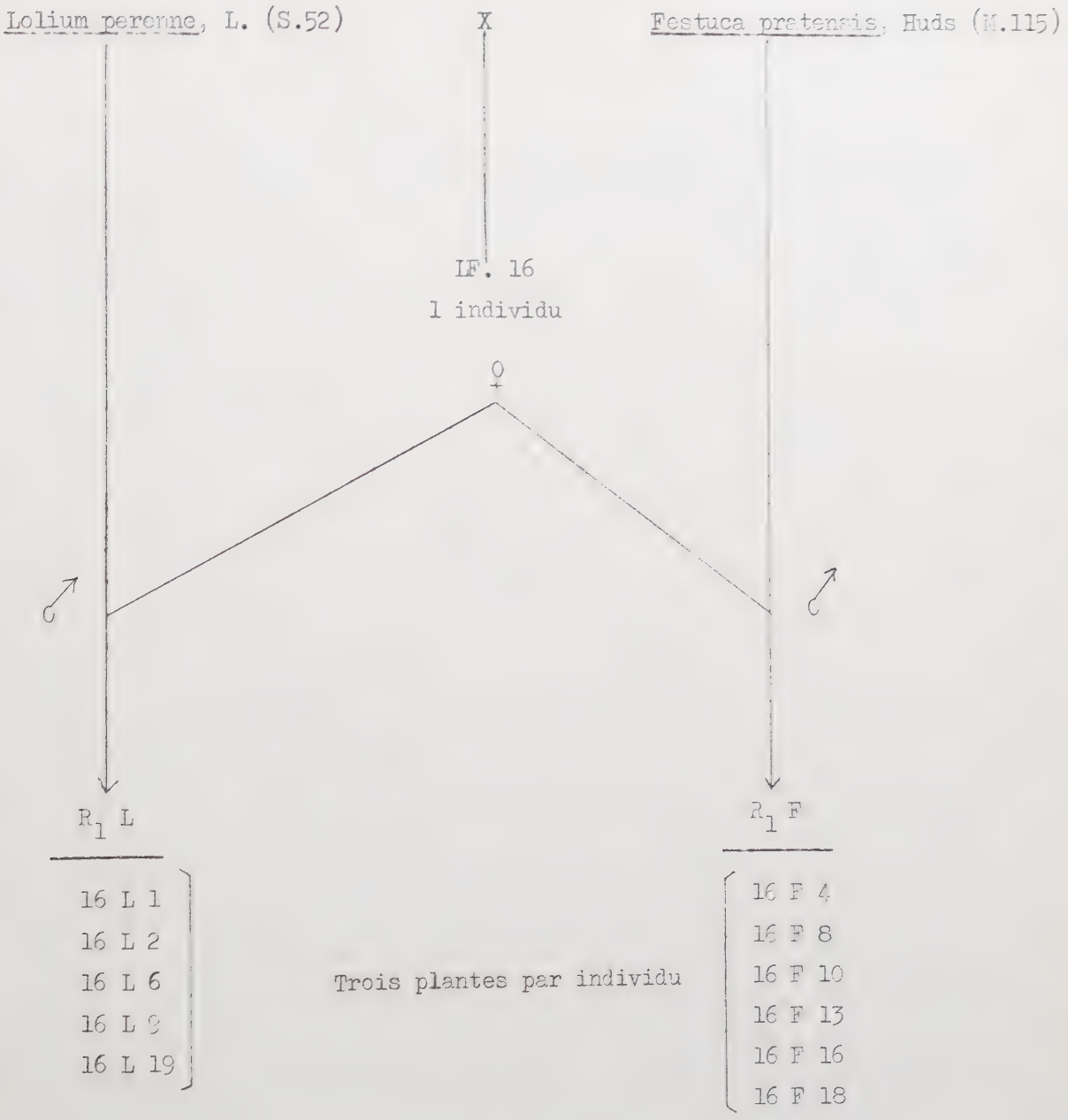


Fig. 1 : Schéma illustrant l'obtention des plantes étudiées.

B - MENSURATIONS

1 - Plantes

Les mesures relatives aux feuilles ont été faites sur la dernière feuille située immédiatement sous l'inflorescence. Les mensurations effectuées sur la longueur des feuilles sont relatives à la largeur. Les mensurations et les dénombrements des glumes et des épillets se rapportent à une zone correspondant approximativement au quart médian supérieur du rachis, car l'amplitude de variation est faible dans cette zone de l'inflorescence. Il convient de signaler que les observations ayant trait aux inflorescences ont été effectuées sur quatre chaume pris au hasard parmi les plus développés au moment de la première floraison.

2 - Chromosomes

- OBTENTION DES PREPARATIONS

Les préparations caryologiques ont été effectuées à partir des pointes de racines grâce à la méthode de J.H. TJIO et A. LEVAN (1950). Des éclats provenant de la pépinière sont repiqués sur vermiculite dans des pots de tourbe. L'ensemble est alors placé dans la serre, à l'intérieur d'un compartiment à température constante, sur des étagères couvertes de fumier. Trois à quatre jours suffisent pour que des jeunes racines transpercent la paroi des pots et s'enfoncent dans le fumier humide. Des pointes de racines sont alors prélevées aisément et mises à l'obscurité dans une solution saturée d'α-monochloronaphtalène pendant deux heures et demie. Signalons que le moment le plus favorable se situe entre 10 et 11 heures, avec un petit décalage selon les saisons. Il est bon de rappeler que le meilleur résultat a été obtenu à la température ambiante du laboratoire, c'est à dire à 18°C.

La coloration a été effectuée avec une solution d'orcéine acétique à 2%, la dilution de la solution mère étant faite au moment de l'emploi. Pour subir le chauffage, les pointes de racines sont mises dans des capsules de porcelaine contenant la solution diluée d'orcéine à laquelle on a ajouté 1 ou 2 gouttes d'acide chlorhydrique normal afin de provoquer l'hydrolyse du ciment pectique. Ce chauffage est une opération très déli-

cate. La chaleur fournie par un réchaud électrique ou une lampe à alcool, doit être inférieure à la température d'ébullition. La durée de l'opération est de l'ordre de 2 mn 1/2 à 3 mn. Celli-ci une fois terminée, les capsules sont couvertes pour éviter l'évaporation du liquide pendant le refroidissement.

L'écrasement des méristèmes radiculaires est effectué entre lame et lamelle dans une goutte d'orcéine acétique fraîche. Un écraseur conçu spécialement fait subir une pression constante à chaque préparation et permet d'obtenir un étalement parfait des plaques métaphasiques. Les préparations sont lutées à la paraffine.

- OPERATIONS PHOTOGRAPHIQUES (Voir photographies n° 1,2,3,4)

Plus de cinq cents plaques métaphasiques complètes ont été examinées. Trente sont retenues par espéces pour être photographiées. Ces trente photographies ont encore fait l'objet d'une sélection. Il en est finalement conservé 16 pour L. perenne et 15 pour F. pratensis. Ce choix a été effectué afin de n'examiner que des plaques dans lesquelles tous les chromosomes sont situés dans un même plan. Il est nécessaire de rappeler que ce fait est d'une importance primordiale et la validité d'une telle étude en dépend, comme l'ont fait remarquer R. GORENFLOT et H. COUDERC (1965).

Les photographies ont été réalisées sur des plaques orthochromatiques 6,5 x 9,0 (collodium 4 de Guilleminot) avec oculaire photo et filtre bleu laissant passer les rayons de longueur d'onde 475 mμ. Nous avons utilisé le révélateur Microdol (Kodak), et la durée du développement a été de 12 mn avec agitation intermittente à 20°C. Le fixage a été effectué à 20°C dans le fixateur acide Kodak avec agitation fréquente du film pendant toute la durée du fixage. Le temps du lavage a été de 30 à 60 mn à l'eau courante. Pour éviter les marques de séchage les films ont été immergés pendant quelques secondes en fin du lavage dans une solution Kodak, Photo-Flo.

Pour le tirage nous avons employé le papier Kodabrom M normal (mat blanc). Cependant, dans des cas rares où l'utilisation d'autres papiers s'imposait à cause du fond plus ou moins sombre de quelques plaques métaphasiques, nous nous sommes servi de papier Kodabrom contraste M. A cet égard nous avons procédé à une comparaison des mesures de longueurs faites à partir d'une plaque métaphasique tirée sur ces deux types de papier. Au-

cune différence sensible ne semble pouvoir être enregistrée. L'utilisation du papier Kodabrom contraste M n'est donc pas une cause d'erreur dans l'évaluation des dimensions chromosomiques. Ceci est une preuve en faveur de l'unicité du plan des plaques métaphasiques. En effet, l'existance de plusieurs plans objets entraîne une exposition hétérogène pour le négatif et ipso facto une impression différentielle sur des papiers de diverses sensibilités.

Pour le tirage nous avons utilisé le révélateur Kodak avec un temps de développement de 2 mn à 20°C. Cette opération a été suivie immédiatement d'un rinçage. Le bain d'arrêt, solution d'acide acétique à faible concentration, a pour effet d'éviter la neutralisation rapide du bain de fixage par l'alcalinité du révélateur. Les épreuves ont été immergées ensuite dans un bain de fixateur Kodak pendant 20 mn à 20°C. Le lavage final a duré 3/4 d'heure environ, à l'eau courante. Après immersion pendant quelques minutes dans un bain contenant quelques gouttes de solution Kodak, Photo Flo, les épreuves ont été glacées.

Tous les agrandissements ont été effectués à rapport constant (x 3400) vérifié à l'aide d'une échelle micrométrique photographiée dans les mêmes conditions que les plaques métaphasiques. D'une manière précise nous avons fait correspondre les dix divisions de 1/10 de micron de la projection de l'échelle à l'agrandisseur, aux 34 divisions d'une règle millimétrique soit 34 mm.

- CALCUL DES ERREURS

Calculons tout de suite l'erreur due à l'agrandissement introduite dans nos mesures sans en faire mention davantage dans les pages qui suivent.

Nous posons : $G = \frac{N}{n}$

On a donc : $\frac{\Delta G}{G} = \frac{\Delta N}{N} + \frac{\Delta n}{n}$

où G représente le grossissement, N et n le nombre de divisions de la règle millimétrique et de l'échelle micrométrique correspondant respectivement à 34 et 10. $\frac{\Delta n}{n}$ étant négligeable, il reste :

$$\frac{\Delta G}{G} = \frac{\Delta N}{N}$$

L'erreur possible ne peut résulter que de l'estimation de la coincidence

Fig. 2. — (en haut) : Plaque métaphasique de *L. perenne* (x. 3400).

Fig. 3. — (en bas) : Plaque métaphasique de *L. perenne* (x. 3400) (noter la rupture d'une constriction secondaire).

Fig. 4 et 5. — Plaques métaphasiques de *F. pratensis* (x. 3400).

du trait délimitant la dernière division de l'échelle avec le trait correspondant sur la règle; il s'agit en effet de superposer d'une façon très exacte deux traits d'épaisseur inégale. Compte tenu de cette différence d'épaisseur, nous avons estimé cette erreur à 0,5 mm.

Ainsi donc : $\frac{\triangle G}{G} = \frac{0,5}{34} = \frac{1}{68} \simeq 1,5\%$

Par ailleurs, les mesures des différents éléments chromosomiques ont été faites à 0,5 mm près sur photographies. On peut calculer l'erreur $\frac{\triangle x}{x}$ introduite, sachant que la dimension moyenne des éléments chromosomiques étudiés est de 8,24 mm sur le papier photographique.

Nous posons : $\frac{\triangle d}{d} = \frac{\triangle G}{G} + \frac{\triangle x}{x}$

On a donc : $\frac{\triangle d}{2,423} = 0,060 + 0,015 = 0,075$

Nous avons établi que la grandeur moyenne des mesures relevées est égale à 2,423 Å, et que l'erreur du grossissement correspond à 0,015.

L'erreur totale ne peut dépasser : $\triangle d = 0,18$ Å

elle est égale au plus à la valeur exprimant le pouvoir séparateur du microscope que nous avons utilisé, valeur calculée à partir des caractéristiques fournies par le constructeur.

Avec p (pouvoir séparateur) $= \frac{0,5\,\lambda}{A}$

A (ouverture numérique) = n. sin. u

n (indice de réfraction de l'huile d'immersion) = 1,515

u (demi-angle d'ouverture de l'objectif) = 59°

On trouve en effet : A = 1,515 x 0,858 = 1,30

λ = 475 mÅ pour filtre bleu et film orthochromatique

D'où : $p = \frac{0,5 \times 475}{1,30}$ $\quad p \simeq 183$ mÅ = 0,18 Å

$\frac{\triangle x}{x}$ représente l'erreur aléatoire dont la distribution est gaussienne réduite avec E = 0 et σ = 1. Nous en avons tenu compte dans le calcul des intervalles de confiance et la comparaison des moyennes établies. Le réglage de l'agrandisseur étant une opération très délicate, nous l'avons effectué une fois seulement pour toute une série de tirages. De ce fait $\frac{\triangle G}{G}$ constitue une erreur systématique, car cette opération n'a pas été reprise pour

chaque négatif tiré sur papier.

Précisons tout de suite que nous raisonnons ultérieurement sur des moyennes et tenons compte de toutes les erreurs accidentielles. Quant à $\frac{\Delta G}{G}$, erreur systématique, il est possible d'en calculer la valeur absolue.

On peut écrire : $\Delta G = 2,423 \times 0,015$

soit : $\Delta G = 0,036$

Il convient de noter que cette valeur est très inférieure à la marge d'erreur établie par les intervalles de confiance qui seront envisagés plus loin. Une telle erreur entraîne un très faible décalage des moyennes calculées, mais elle n'influe pas pour autant sur les interprétations cytogénétiques et statistiques qui découlent de celles-ci.

Bien que nos mensurations soient effectuées à 1/2 mm près - ce qui correspond, compte tenu d'un agrandissement de 3.400 fois, à 0,15 μ, chiffre inférieur au pouvoir séparateur du microscope utilisé (0,18 μ) - elles ne sont pas touchées par les critiques de certains auteurs (M. LOQUIN, 1957). En effet, dans la présente publication un élément chromosomique allongé est considéré comme un trait continu, constitué de points juxtaposés, et nous avons mesuré la distance qui sépare ses extrêmités. Dès lors, nous risquons de commettre une erreur au plus égale à la moitié de la valeur du pouvoir séparateur, c'est à dire 0,09 μ, chiffre qui se situe en deça de l'erreur globale calculée pour la longueur moyenne mesurée.

Sur photographies, chaque segment chromosomique a fait l'objet d'une mensuration. Les bras long, médian et court ont été désignés, respectivement par L, M et C. T désigne la longueur totale d'un chromosome, c'est à dire la somme des trois grandeurs L + M + C. Dans cette valeur les dimensions des constrictions primaire et secondaire ne sont pas comprises. Celles-ci ont été localisées d'après l'aspect morphologique. Les constrictions primaire et secondaire correspondent à des intervalles chromosomiques. Ces intervalles sont nets pour les constrictions secondaires, mais elles consistent en des raccords plus ou moins visibles, reliant deux segments contigus, dans le cas des constrictions primaires. Une liaison centromérique n'est jamais rompue, au contraire, on assiste assez fréquemment à la rupture chromosomique au niveau des constrictions secondaires (voir photographie n° 3)

θ représente la valeur moyenne de la longueur totale T pour une cellule.

La valeur moyenne de θ pour une espèce est exprimée par $\bar{\theta}$ Enfin nous avons établi pour chaque chromosome deux paramètres; C/L et T/θ : le premier précise la position centromérique, tandis que le deuxième exprime la valeur relative de la longueur chromosomique par rapport à θ.

III - MORPHOLOGIE CHROMOSOMIQUE DES ESPECES PARENTALES

A - INTRODUCTION

Dans la littérature, l'étude caryosystématique et cytogénétique des espèces qui ont servi à la réalisation d'hybrides interspécifiques, a été abordée par un très petit nombre d'auteurs. Plus rares encore sont ceux dont les études ont contribué à la connaissance et à la destinée des stocks chromosomiques parentaux réunis chez l'hybride F_1, dans la génération de la F_2 ou dans celle des descendants issus de croisements en retour.

En ce qui concerne les espèces L. perenne, F. pratensis, leurs hybrides et les descendants issus de croisements en retour, les renseignements acquis jusqu'ici ont été médiocres par suite de l'emploi de méthodes souvent peu précises.

Dans ce chapitre, nous tenterons de passer en revue les résultats précedemment obtenus par différents auteurs, en soulignant les inconvénients des techniques employées responsables d'interprétations douteuses. La plupart de ces auteurs ont effectué leurs observations sur des préparations réalisées par la technique des coupes après inclusion à la paraffine. Actuellement, cette technique est délaissée par tous les cytogénéticiens en raison des inconvénients qu'elle présente pour obtenir une image fidèle d'un élément caryologique. Les chromosomes n'étant pas étalés, il devient très délicat de les observer individuellement, et l'existence de plusieurs plans d'objet crée d'autres difficultés. En effet, il est illusoire dans de telles conditions d'essayer d'obtenir une image fidèle de l'objet. Il est toutefois possible, à l'heure actuelle, d'y remédier par l'emploi d'une technique basée sur la photostéréosynthèse (R. GORENFLOT et H. COUDERC, 1965) inconnue à l'époque où ces travaux ont été publiés. Les dessins tracés à la chambre claire présentent eux aussi des inconvénients qui s'ajoutent à ceux liés à la technique des coupes à la paraffine. Un observateur travaillant à la chambre claire a tendance à surestimer les possibilités d'analyse qu'offre cet appareil pour exploiter les plaques métaphasiques; dès lors il est tenté d'user de toutes ses préparations sans les soumettre à une sélection préalable.

Il est essentiel, dans les études de caryosytématique et de cytogénétique, de connaître d'une façon extrêmement précise la morphologie des

chromosomes. Pour atteindre ce but, nous avons été conduit à appliquer la technique d'écrasement et à effectuer nos études sur des photographies dont les modalités d'exécution ont été décrites au chapitre précédent.

B - ETABLISSEMENT DES CARYOGRAMMES

Parmi les publications consacrées aux études cytogénétiques et caryosystématiques des espèces L. perenne, F. pratensis et de leurs hybrides, rares sont celles dans lesquelles le problème de la morphologie des chromosomes a été abordé d'une façon précise. Des auteurs comme T.J. JENKIN (1924), P.T. THOMAS (1937), E. AKEBERG (1938), N.E. BULASEVIC (1938), H. WINKLER (1938), L.W. CROWDER (1952) et J.D.H. REUSCH (1959) ont signalé seulement que le nombre chromosomique diploïde des deux espèces est 2n = 14.

En ce qui concerne la méiose, ces auteurs concluent à sa régularité chez les hybrides, les chromosomes parentaux s'apparient parfaitement.

Les travaux concernant la mitose ont été effectués successivement grâce à l'emploi de deux techniques différentes, la technique des coupes à la paraffine d'abord, la technique d'écrasement ensuite.

1) La technique des coupes à la paraffine

N. FAWORSKI (1927) fixe des pointes de racines de L. perenne au liquide de NAVASHIN et colore les chromosomes à l'hématoxyline. Le caryogramme qu'il propose présente par ordre de taille décroissante la formule suivante : 2 + 1 + 2 + 1 + 1 paires. L'auteur distingue les constrictions centromériques dans les trois premières paires seulement. L'echelle de ses dessins n'étant pas donnée, il est impossible de déterminer la taille réelle des chromosomes. Toutefois nous avons pu établir les rapports C/L pour les chromosomes dont la constriction centromérique était localisée. Par ailleurs, il est possible de déterminer le rapport de la longueur totale (T) de la plus grande paire et de la plus petite : 1,73, valeur qui ne s'écarte pas beaucoup de celle que nous avons établie pour L. perenne, 1,61. Il est vraisemblable que la deuxième paire, compte tenu de son rapport C/L correspond à la troisième paire à constriction secondaire du caryogramme que nous avons établi. En effet, en comparant la forme générale des deux chromosomes précédents, on constate que l'auteur a localisé la constriction centromérique à l'emplacement de la constriction secondaire.

En 1933, F.H. PETO, prélevant des pointes de racines de L. perenne, choisit pour fixateur soit le 2bE de LA COURE, soit la solution de KARPECHENKO. Il effectue la coloration dans le premier cas à l'hématoxyline ou au violet de gentiane et dans le second cas à l'hématoxyline. L'auteur donne les dimensions chromosomiques réelles extrêmes à partir des dessins tracés à la chambre claire; elles sont de 3,4 à 5,1 µ pour L. perenne et de 3,8 à 6,6 µ pour F. pratensis. Nous citons le résumé de ses observations " Des constrictions nettes peuvent être observées dans la plupart des chromosomes des deux espèces. Les constrictions centromériques sont situées, en général, au point de flexion. Une très grande constriction secondaire dont l'intervalle serait susceptible de dépasser 1 µ peut être fréquemment observée dans quelques-uns des chromosomes. Le nombre des constrictions secondaires chez L. perenne et F. pratensis varie de 2 à 7 par noyau " (ceci nous semble confirmé par les dessins réalisés par l'auteur). Nous avons mesuré sur ces dessins les dimensions chromosomiques et établi les rapports C/L pour les sept paires de chromosomes de L. perenne et F. pratensis. De même, il est possible d'établir le rapport des longueurs totales (T) de la plus grande paire et de la plus petite pour les deux espèces. Ces valeurs sont respectivement de 1,78 et 2,00. Il est intéressant de remarquer que les valeurs extrêmes obtenues par PETO sont assez proches de celles que nous avons déterminées, bien que l'agent mitoclasique employé dans la technique d'écrasement provoque une contraction des bras chromosomiques.

G. RANCKEN (1934), utilisant le fixateur de FLEMMING modifié ou celui de BENDA, effectue la coloration des chromosomes au violet de gentiane. Il mesure sur des dessins la longueur des chromosomes de F. pratensis et trouve les valeurs suivantes dans l'ordre de taille décroissante :

Type A : 3 constrictions; (5,6 à 7,4 µ), moyenne : 6,5 µ.
Type B : 2 constrictions dont une submédiane et une subterminale; (5,4 à 7,6 µ), moyenne : 6,5 µ.
Type C : 2 constrictions voisines divisant le chromosome en trois segments dans les proportions 5, 1 et 2; (5,1 à 6,0 µ), moyenne : 5,5 µ.
Type D - G à peu près de même taille; (4,1 à 4,7 µ), moyenne : 4,4 µ.
D : 2 constrictions submédianes.
E : une constriction submédiane.
F : 3 constrictions; chromosome fortement arqué.
G : 1 ou 2 constrictions.

1 - 3 fragments supplémentaires observés par noyau, dont l'auteur n'a pas donné la dimension.

Il devient possible, en localisant les constrictions centromériques, de mesurer les bras chromosomiques sur des dessins de l'auteur et d'établir ensuite les rapports C/L (voir tableau n° 1). On obtient une valeur équivalente à 2,75 correspondant au rapport de la longueur totale de la plus grande paire et de la plus petite.

Notons au passage que seule la constriction secondaire observée sur le bras court du chromosome du type C, peut être retenue comme valable, les autres correspondant à des cassures survenues le long des bras des chromosomes, en cours de manipulation, mettent ainsi en cause l'emploi d'une technique inadaptée. Le chromosome du type C correspond au chromosome B à constriction secondaire du caryogramme de F. pratensis que nous avons établi à partir de nos propres observations.

Le tableau n° 1 récapitule les résultats obtenus par FAWORSKI, PETO et RANCKEN. Les divergences entre trois auteurs qui ont utilisé le même matériel, la même technique des coupes à la paraffine et réalisé des dessins à la chambre claire, rendent bien compte de l'imperfection de cette méthode.

2) La technique d'écrasement

La technique d'écrasement des méristèmes radiculaires, universellement connue de nos jours, a été employée par S. ESSAD (1954) chez L. perenne. N'ayant pas donné les dimensions réelles des chromosomes, l'auteur a repris cette étude en 1962 parallélement à celle du caryotype de F. pratensis, et établi les caryogrammes des deux espèces.

S. ESSAD effectue la fixation avec une solution saturée d'α-monochloronaphtalène et colore les chromosomes à l'orcéine acétique à 1 ou 2 % , suivant la qualité de l'orcéine dont il disposait. Après écrasement et montage, il mesure les chromosomes sur des dessins tracés à la chambre claire ($\times$ 3.200). Il établit les dimensions à partir de la moyenne des mesures relevées sur cinq plaques métaphasiques par espèce. Les intervalles correspondant aux constrictions primaires et secondaires n'ont pas été considérés dans ces mesures. Il établit par ailleurs les rapports C/L et T/θ. Les valeurs de $\bar{\theta}_L$ et $\bar{\theta}_F$, sont respectivement de 4,20 et 4,56 ;

T A B L E A U N° 1 .

Les caryotypes de L. perenne et de F. pratensis d'après N. FAWORSKI, F.H. PETO et G. RANCKEN

Lolium perenne L.

Auteurs	Chromos. (taille décroissante	Constrictions 1 aire	Constrictions 2 aire	C/L
N.FAWORSKI (1927)	2 paires	1	-	0,58
	1 paire	1	-	0,42
	2 paires	-	-	-
	1 paire	-	-	-
	1 paire	-	-	-
	$\frac{T+gd}{T+pt}$=1,73			
F.H. PETO (1933)	un	1	1 bras court	1;00
	un	1	1 bras court	0,61
	un	1	-	0,76
	1 paire	1	1 bras long	0,68
	1 paire	1	-	0,93
	1 paire	1	-	0,68
	1 paire	1	-	0,84
	1 paire	1	-	0,63
	un	1	-	0,50
	$\frac{T+gd}{T+pt}$=1,78			

Festuca pratensis Huds

Auteurs	Chromos. (taille décroissante	Constrictions 1 aire	Constrictions 2 aire	C/L
F.H. PETO(1933)	un	1	-	0,91
	2 paires	1	-	0,72
	1 paire	1	-	0,51
	1 paire	1	1 bras court	0,75
	1 paire	1	-	0,86
	1 paire	1	-	0,75
	un	1	-	0,91
	$\frac{T+gd}{T+pt}$=2,00			
G. RANCKEN (1934)	1 paire	1	2 une sur ch.bras	0,89
	1 paire	1	1 br.long	0,67
	1 paire	1	1 bras court	0,73
	1 paire	1	1 br.long	0,74
	1 paire	1	-	0,62
	1 paire	1	2 br.long	0,50
	1 paire	1	1 br.long	0,71
	1 - 3 frag. par noyau	-	-	
	$\frac{T+gd}{T+pt}$=2,75			

Etant donnée la possibilité d'établir un parallèle entre les résultats d'ESSAD et les nôtres, nous avons tenté de déterminer la portée des observations réalisées grâce à l'emploi d'une technique commune d'écrasement et de méthodes différentes de mesures. Le tableau n° 2 et les figures n° 6 et 7 permettent la comparaison. Rappelons que si les moyennes rapportées ont été établies à partir de cinq plaques métaphasiques par espèce dans le premier cas (ESSAD), elles en concernent 16 pour L. perenne et 15 pour F. pratensis dans le second cas. On constate immédiatement qu'aux résultats obtenus par ESSAD ont été, sur le plan général, apportées les modifications et les précisions suivantes :

Génome L. perenne :

- Le chromosome occupant le premier rang n'a pas changé de position.
- Le chromosome porteur d'une constriction secondaire sur le bras court, situé en deuxième rang passe au troisième.
- Les deux chromosomes indiscernables porteurs d'une constriction secondaire sur leur bras long, qui figuraient en troisième position, occupent respectivement le deuxième et le cinquième rang.
- Le chromosome situé au cinquième rang occupe la quatrième position.
- La position des deux chromosomes de sixième et septième rang est à inverser.

Génome F. pratensis :

- Les quatre chromosomes occupant les premier, deuxième, troisième et quatrième rang n'ont pas changé de position.
- Les trois chromosomes indiscernables assignés au cinquième rang, sont individualisés et occupent successivement les cinquième, sixième et septième position.

Nous avons ainsi pu identifier et individualiser d'une façon extrêmement précise tous les chromosomes appartenant aux génomes de L. perenne et de F. pratensis en les assignant à des rangs déterminés.

Il est intéressant de noter, dans un ordre d'idée différent, que l'on n'enregistre aucun accord, en ce qui concerne les valeurs établies pour les rapports C/L et T/θ.

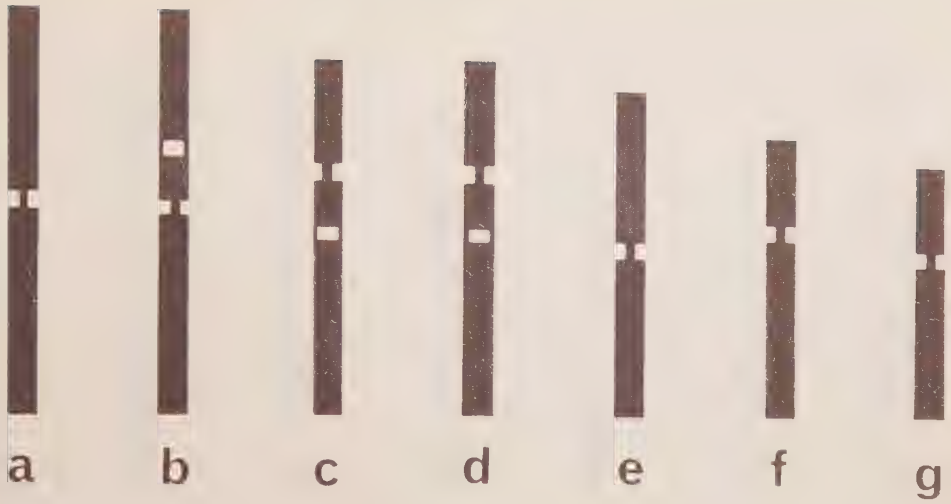
Ayant mis à profit les avantages d'une méthode plus rationnelle et plus perfectionnée, nous avons pu déterminer la taille des segments chromosomiques avec une précision accrue.

T A B L E A U N° 2 .

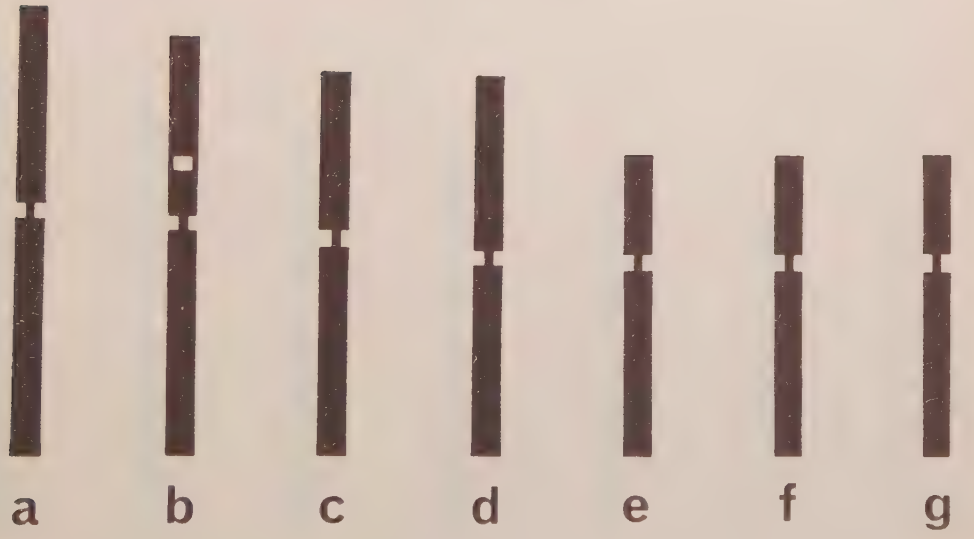
Caryotypes des deux espèces L. perenne et F. pratensis
d'après ESSAD et KHATIB-CHAHIDI

Lolium perenne L. — Festuca pratensis Huds.

Chromos. (taille décroissante)	Constrictions 1 aire	Constrictions 2 aire	C/L	θ en	T/θ	Chromos. (taille décroissante)	Constrictions 1 aire	Constrictions 2 aire	C/L	θ en	T/θ
S. ESSAD (1962)											
1 paire	1	-	0,87	5,1	1,21	1 paire	1	-	0,82	5,71	1,25
1 paire	1	1 bras court	0,90	4,1	1,17	1 paire	1	1 bras court	0,75	5,12	1,12
2 paires	1	1 bras long	0,59	4,32	1,03	1 paire	1	-	0,75	4,88	1,07
1 paire	1	-	0,94	4,12	0,98	1 paire	1	-	0,92	4,82	4,05
1 paire	1	-	0,49	3,54	0,84	3 paires	1	-	0,53	3,78	0,83
1 paire	1	-	0,54	3,12	0,74						
$\overline{\theta}_L$ =4,2 µ						$\overline{\theta}_F$=4,56 µ					
H. KHATIB-CHAHIDI (1966)											
1 paire	1	-	0,91	5,96	1,24	1 paire	1	-	0,84	5,99	1,22
1 paire	1	1 bras long	0,65	5,26	1,10	1 paire	1	1 bras court	0,79	5,39	1,10
1 paire	1	1 bras court	0,89	5,20	1,09	1 paire	1	-	0,67	5,17	1,06
1 paire	1	-	0,91	4,89	1,02	1 paire	1	-	0,92	5,14	1,06
1 paire	1	1 bras long	0,62	4,42	0,92	1 paire	1	-	0,66	4,37	0,89
1 paire	1	-	0,60	4,03	0,84	1 paire	1	-	0,57	4,19	0,85
1 paire	1	-	0,58	3,69	0,77	1 paire	1	-	0,50	4,07	0,83
$\overline{\theta}_L$=4,778 µ						$\overline{\theta}_F$=4,914 µ					



Lolium perenne L.



Festuca pratensis Huds.

Fig.6 - Caryogrammes établis à partir des données d'ESSAD (x. 10.000).

La recherche des paires homologues, dans une cellule, a été effectuée grâce à la morphologie chromosomique, à l'absence ou la présence de constriction secondaire, à la longueur totale et à la position des centromères. Ayant rangé les chromosomes par ordre de taille décroissante, nous avons décelé ceux appartenant à une paire homologue en appariant les plus proches à l'aide du paramètre C/L.

Ainsi, il est devenu possible d'individualiser les sept paires de chromosomes homologues dans chacun des deux génomes.

Les tableaux n° 3 et 4 fournissent les valeurs de L, C, T, C/L et T/θ accompagnées de leurs intervalles de confiance établis avec 31 et 29 degrés de liberté au seuil de sécurité 95 %, respectivement pour L. perenne et F. pratensis. Les valeurs obtenues et rapports établis nous ont permis de déterminer les formules suivantes pour les deux espèces :

L. perenne Car. (2n) = 14 = 2 A^{m} + 2 B cs^{sm} + 2 cs C^{m} + 2 D^{m} + 2 E cs^{sm} + 2 F^{sm} + 2 G^{sm}.

F. pratensis Car. (2n) = 14 = 2 A^{m} + 2 cs B^{m} + 2 C^{sm} + 2 D^{m} + 2 E^{sm} + 2 F^{sm} + 2 G^{sm}.

La figure n° 7 représente, conformément aux formules établies, les caryogrammes des deux espèces dans lesquels les chromosomes des deux génomes sont rangés (bras longs en dessous) par ordre de taille décroissante.

Le génome de L. perenne présente au premier rang un chromosome A à constriction centromérique médiane, suivi de deux chromosomes à constriction centromérique submédiane B cs et médiane cs C qui portent chacun une constriction secondaire, le premier sur le bras long et le deuxième sur le bras court. Le chromosome D possède une constriction centromérique médiane. Au cinquième rang est situé un chromosome E cs à constriction centromérique submédiane, porteur d'une constriction secondaire sur le bras long. Le sixième et septième rang sont occupés par deux chromosomes F et G dont les constrictions centromériques ont une position submédiane.

Le génome F. pratensis possède, au premier rang, un chromosome à constriction primaire médiane ressemblant à celui qui occupe le rang correspondant chez L. perenne. Au deuxième rang, un chromosome à constriction primaire médiane porte une constriction secondaire sur le bras court.

T A B L E A U N° 3

Lolium perenne (3.52)

$n = 32$ Dimensions réelles chromosomiques en microns

$\nu = 31$ et les valeurs des paramètres T, C/L et T/θ

$t_{0,05}=2,040$ accompagnées de leur intervalle de confiance

Constriction primaire : m (médiane), sm (submédiane)

Constriction secondaire : cs (sur bras court à gauche de la lettre, sur bras long à droite de la lettre)

Chromosomes	L	C	$\frac{T}{(L+C+M)}$	C/L	T/θ
A^m	3,12±0,130	2,84±0,115	5,96±0,235	0,91±0,02	1,24±0,02
$B^{sm}cs$	(2,52+0,68)±0,118 (1)	2,06±0,103	5,26±0,197	0,65±0,02	1,10±0,02
cs C^m	2,70±0,086	(1,82+0,68)±0,098 (1)	5,20± 0,136	0,89±0,03	1,09±0,02
D^m	2,56±0,107	2,33±0,083	4,89±0,173	0,91±0,03	1,02±0,02
$E^{sm}cs$	(2,09+0,65)±0,138 (1)	1,68±0,095	4,42±0,209	0,62±0,03	0,92±0,02
F^{sm}	2,52±0,101	1,51±0,078	4,03±0,163	0,60±0,02	0,84±0,02
G^{sm}	2,35±0,096	1,34±0,060	3,69±0,139	0,58±0,02	0,77±0,01

$\overline{\theta}_L = 4,778$ $\qquad \frac{T_A}{T_G} = 1,61$

(1) la valeur du bras médian ajoutée.

T A B L E A U N ° 4

Festuca pratensis (M.115)

n = 30 Dimensions réelles chromosomiques en microns
$\nu = 29$ et les valeurs des paramètres T, C/L et T/θ
$t_{0,05}=2,045$ accompagnées de leur intervalle de confiance

Constriction primaire : m (médiane), sm.(submédiane)
Constriction secondaire : cs (sur bras court à gauche, sur bras long à droite)

Chromosomes	L	C	$(L+C+M)^T$	C/L	T/θ
A^m	3,26±0,099	2,73±0,077	5,99±0,167	0,84±0,02	1,22±0,03
cs B^m	2,98±0,094	(1,73+0,68)+0,102 (1)	5,39±0,177	0,79+0,02	1,10±0,02
C^{sm}	3,09±0,100	2,08±0,076	5,17±0,159	0,67±0,02	1,06±0,02
D^m	2,68±0,085	2,46±0,090	5,14±0,168	0,92±0,02	1,05±0,02
E^{sm}	2,64±0,103	1,73±0,081	4,37±0,170	0,66±0,03	0,89±0,03
F^{sm}	2,67±0,109	1,52±0,067	4,19±0,167	0,57±0,02	0,85±0,02
G^{sm}	2,71±0,080	1,36±0,055	4,07±0,124	0,50±0,02	0,83±0,01

$\overline{\theta}_F = 4,914\ \mu$ $\qquad \frac{T_A}{T_G} = 1,47$

(1) la valeur du bras médian ajoutée.

On remarque une analogie immédiatement perceptible entre ce chromosome et celui de troisième rang dans le génome de L. perenne. Le troisième rang est occupé par un chromosome à constriction primaire submédiane. Bien qu'il soit dépourvu de constriction secondaire, on note cependant une ressemblance morphologique générale entre ce chromosome et celui du deuxième rang du génome de L. perenne. Les chromosomes de quatrième et sixième rang ont respectivement une constriction centromérique, médiane et submédiane. L'analogie morphologique entre ces deux chromosomes et ceux des rangs correspondant dans le génome de L. perenne parait très étroite. Nous verrons plus loin, à l'occasion d'une étude comparative des génomes des deux espèces, que ces chromosomes ne présentent pas de différences statistiquement significatives. Au cinquième rang on observe un chromosome dont la constriction centromérique est submédiane. L'existence d'une ressemblance morphologique entre ce chromosome et celui du rang correspondant dans le génome de L. perenne n'est pas exclue, bien que ce dernier possède une constriction secondaire sur le bras long. Enfin, en dernière position est un chromosome à constriction primaire submédiane. Il ne parait pas excessif d'établir une analogie morphologique entre ce chromosome et celui qui se trouve au même rang dans le génome de L. perenne.

C - VARIATIONS CHROMOSOMIQUES

Parmi les variations chromosomiques nous envisagerons successivement l'aspect qualitatif et l'aspect quantitatif.

1 - Variations qualitatives

Ces variations concernent la possibilité ou l'impossibilité d'observer des constrictions secondaires sur les chromosomes qui en sont porteurs. La rupture plus ou moins fréquente des bras court ou long dont le raccord au bras médian est assuré par la constriction secondaire, peut apporter des éléments d'information concernant la structure de celle-ci. D'autres renseignements peuvent être fournis par la dimension de la constriction secondaire et l'ampleur de sa fluctuation. Nous donnons un aperçu des faits connus classiquement dans ce domaine, avant de présenter nos propres résultats.

Le terme de constriction secondaire a été appliquer à des intervalles

chromosomiques ne contenant pas le centromère par E. HEITZ (1931a) et F. RESENDE (1937). Il ne peut être question d'envisager, dans le cadre de ce travail, toute la bibliographie qui se rapporte aux constrictions secondaires (ainsi qu'aux satellites) en rapport direct ou indirect avec les organisateurs nucléolaires.

Selon les conceptions de R.R. GATES (1942) et de E. THERMAN (1949) elles correspondent à des organisateurs nucléolaires chez la plupart des plantes. Pourtant certaines constrictions secondaires seraient dépouvues de cette fonction.

Chez les animaux, elles se trouvent dans les régions hétérochromatiques (E. THERMAN, 1949). De même, d'après cet auteur les constrictions secondaires sont des points de faiblesse dans les chromosomes. Ces derniers sont infléchis à ces endroits et, s'ils sont exposés à une tension finissent par se rompre. Les constrictions secondaires sont plus instables dans leur apparence et dans leur variation que les autres parties chromosomiques; leur longueur surtout est sujette à des fluctuations.

Selon C.D. DARLINGTON (1937) toutes les constrictions sont des régions hétérochromatiques susceptibles de subir une spiralisation et RESENDE prétend même avoir observé, dès 1940, une structure spiralée dans tous les constituants chromosomiques y compris la zone de la constriction secondaire. Cet auteur concluait à une spiralisation différentielle de l'acide thymonucléique le long du chromosome entraînant un degré de spiralisation variable dans la constriction secondaire.

M. NAVASHIN (1934) signale que dans les Crepis hybrides à amphiplastie différentielle, le volume du bras porteur du satellite s'accroit en même temps que celui-ci disparait. A. LEVAN (1937) observe un hybride possédant un satellite qui n'existe pas chez les parents. Cet auteur explique ce phénomène par une contraction différentielle du fil satellite ou, en d'autres termes, par une spiralisation différentielle de celui-ci.

C.R. RIBBANDS (1941) suggère que la substence nucléolaire et l'euchromatine, exerçant une répulsion mutuelle l'une contre l'autre, donnent naissance au hiatus représenté par la constriction secondaire. S. ESSAD (1962) émet l'hypothèse d'un phénomène de compétition inter et intraspécifique des organisateurs nucléolaires pour expliquer la disparition des constrictions secondaires appartenant à certains chromosomes parentaux réunis chez

l'hybride L. perenne × F. pratensis.

Nous avons pu enregistrer des variations sur 32 cas examinés pour chacun des chromosomes B cs, cs C et E cs de L. perenne et 30 pour le chromosome cs B de F. pratensis. Elles sont consignées dans le tableau suivant :

1	2	3	4	5	6	7
Chromosomes	Position	Présence	Absence	Nb. de ruptures	Long. moy. des C. IIres en	V Coeff. de variation
B_L cs	sur bras long	26/32	6/32	10/32	0,340	30,4 %
cs C_L	sur bras court	32/32	0/32	4/32	0,314	41,4 %
E_L cs	sur bras long	20/32	12/32	0/32	0,264	52,8 %
cs B_F	sur bras court	27/30	3/30	2/30	0,253	57,0 %

On constate que la constriction secondaire du chromosome cs C_L est toujours présente. L'absence de constriction secondaire sur le chromosome E_L cs est nettement plus fréquenté, avec 12 cas sur 32, que sur les chromosomes B_L cs et cs B_F pour lesquels cette proportion est, respectivement, de 6 sur 32 et 3 sur 30.

E_L cs est le chromosome dont la constriction secondaire n'est jamais rompue. Au contraire, on observe pour le chromosome B_L cs un nombre élevé de ruptures de la constriction secondaire, 10 sur 32 cas, ce qui est un nombre important par rapport à celui des ruptures des chromosomes cs C_L et cs B_F chez lesquels ce nombre ne dépasse pas 4 sur 32 et 2 sur 30.

Il est remarquable de constater qu'il existe, d'une façon générale, une corrélation entre les colonnes (4), (6) et (5), (6). Les constrictions secondaires les plus longues sont les plus fragiles et se rompent fréquemment, alors que les constrictions secondaires de taille réduite disparaissent facilement. Notons aussi que les constrictions secondaires les plus longues présentent moins de variations que celles dont la taille est réduite. Ce fait ressort de confrontation des données inversement corrélatives des colonnes (6) et (7).

Nous avons procédé, en outre, par le test t de Student à une comparaison des valeurs moyennes de la taille des constrictions secondaires des quatre chromosomes dans les génomes des deux espèces. D'après les

chiffres calculés pour $t_{(0,05)}$ à l'intérieur de l'espèce L. perenne, on ne décèle aucune différence significative pour les constrictions secondaires des chromosomes B_L cs, cs C_L et E_L cs. Au contraire la comparaison interspécifique révèle une différence significative pour les constrictions secondaires des deux chromosomes B_L cs et cs B_F.

B_L cs	0,70		
E_L cs	1,22	1,85	
cs B_F	1,64	2,26	0,28
	cs C_L	B_L cs	E_L cs

$t_{0,05} = 1,96$

Il convient de signaler que la variation qualitative intracellulaire pour deux chromosomes appartenant à une paire homologue est différente suivant les chromosomes comme le précise le tableau n° 5 :

- la disparition de la constriction secondaire des chromosomes cs C_L n'est jamais observée.

- au contraire la disparition de constriction secondaire des chromosomes B_L cs, E_L cs et cs B_F peut être observée, simultanément sur les deux chromosomes d'une même paire homologue.

On note aussi que les constrictions secondaires situées sur les bras longs disparaissent plus souvent que celles portées par les bras courts.

De la comparaison des points de vue des différents auteurs et de nos propres résultats, il semble logique de conclure à une structure spiralée des constrictions secondaires dont le degré d'enroulement peut différer suivant les cas.

L'ensemble des variations (disparition occasionnelle, rupture, dimension moyenne et sa variation) subies par les constriction secondaires, vient à l'appui de cette hypothèse.

En effet, on peut concevoir que les constrictions secondaires les plus longues correspondraient à un enroulement faible, tandis que les constrictions secondaires de taille réduite correspondraient à une spire plus serrée. On peut

TABLEAU N° 5

Variation morphologique des constrictions secondaires.

+ = présence
- = absence
R = rupture

Lolium perenne L.

Cell. / Chrom.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
$B^{sm}\ cs_1$	R	-	+	+	+	R	-	R	+	R	+	+	+	+	+	+
$B^{sm}\ cs_2$	R	-	+	+	R	R	+	R	+	-	-	R	-	+	R	+
$cs\ C^{m}_1$	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
$cs\ C^{m}_2$	+	+	+	+	R	+	+	R	+	+	+	R	+	+	R	+
$E^{sm}\ cs_1$	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+
$E^{sm}\ cs_2$	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-

Festuca pratensis, Huds.

Cell. / Chrom.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
$cs\ B^{m}_1$	+	+	+	+	+	R	+	+	+	+	+	+	-	+	+
$cs\ B^{m}_2$	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	R

On peut admettre facilement que, sous l'effet d'égales pressions exercées perpendiculairement à l'axe longitudinal d'une structure spiralée fortement enroulée, celle-ci présente une marge de variation assez grande, tandis qu'une autre faiblement enroulée offre une élasticité plus réduite. En d'autres termes, plus une structure spiralée s'approche de son maximum de déroulement, plus elle présente de stabilité envers les pressions du type envisagé ci-dessus auxquelles elle est soumise. Quand le déroulement est complet il y a rupture. Cette conception est illustrée par le fait que les constrictions secondaires peu résistantes à la pression constante due à la technique d'écrasement, sont celles dont la dimension est supérieure à la moyenne. C'est ce que nous avons observé sur les constrictions secondaires situées respectivement sur le bras long du chromosome B_L cs et le bras court du chromosome cs C_L.

Il est évident que les constrictions secondaires ne correspondent nullement à une solution de continuité dans le matériel chromosomique. Certes, elles n'ont pas une structure identique à celle du reste du chromosome, mais elles assurent la liaison des segments qui sont à leurs extrêmités.

Dans le cadre de cette assertion concernant l'existence d'une structure spiralée des constrictions secondaires nous rappelons les conceptions des auteurs comme O. SWEZY (1935), O. MEURMAN et E. THERMAN (1939). Ayant assisté à l'apparition sporadique des satellites dans certaines cellules, ils ont émis l'hypothèse selon laquelle ce phénomène résulterait du déroulement d'un certain nombre de spires qui à son tour entraînerait des modifications à l'intérieur de ces cellules.

2 - Variations de forme

On assiste aussi à une variation de forme de certains chromosomes d'une cellule à l'autre (chromosomes en bâtonnets ou plus ou moins arqués).

Le tableau ci-après montre la fréquence d'observation de la forme arquée prise par les différents chromosomes des deux génomes de L. perenne et de F. pratensis respectivement dans les 32 et 30 cas étudiés (tableau reporté page suivante).

L. perenne		F. pratensis	
Chromosomes	Fréquences	Chromosomes	Fréquences
A	7/32	A	14/30
B cs	4/32	cs B	8/30
cs C	9/32	C	12/30
D	4/32	D	6/30
E cs	4/32	E	2/30
		F	3/30
		G	1/30

On constate que les chromosomes F et G de L. perenne sont en batonnets dans toutes les cellules et que ceux de F. pratensis changent très peu souvent de forme. De plus, dans les deux génomes, les chromosomes porteurs de constrictions secondaires en général et les chromosomes les plus longs en particulier prennent plus facilement la forme arquée. Mais en aucun cas l'un quelconque de ces chromosomes ne conserve cette forme dans l'ensemble des cellules examinées.

Il ressort de toutes ces observations que les chromosomes à constriction secondaire et les chromosomes les plus longs ont tendance à se plier, tandis que les chromosomes moins longs conservent leur forme en bâtonnet. Ce résultat rejoint l'opinion de E. THERMAN (1949) qui, ayant observé des phénomènes semblables, met en cause les constrictions secondaires en tant que points de faiblesse dans les chromosomes. Nous pensons cependant que pour avoir une idée précise de la forme d'un chromosome donné et sa fluctuation, il est nécessaire de procéder à une étude sur des préparations effectuées suivant la méthode des coupes. Les préparations basées sur la technique d'écrasement ne se prêtent pas à ce genre d'études, car la pression exercée sur les chromosomes risque de changer la forme des chromosomes en pliant ou dépliant ceux-ci.

Ce travail visant à étudier la taille des chromosomes et sa variation, l'examen de fluctuation de la forme chromosomique n'a pas été pris en considération dans le détail.

3 - VARIATIONS QUANTITATIVES

A notre connaissance, les variations chromosomiques d'ordre quantitatif n'ont jamais été abordées d'une façon approfondie. Les recherches concernant les chromosomes sont nombreuses mais les préoccupations de leurs auteurs sont assez diverses :

1) Un premier groupe d'auteurs a déterminé les caryotypes de nombreuses espèces. Si leurs publications sont illustrées de dessins ou de schémas, elles ne précisent pas les dimensions chromosomiques réelles.

2) Une seconde catégorie d'études est consacrée à l'établissement de caryogrammes, mais il n'est pas fait mention de l'amplitude de variation de la taille des chromosomes.

3) Enfin,d'autres auteurs, au contraire, se sont intéressés exclusivement à l' étude de ces variations.

Rappelons brièvement les résultats acquis jusqu'à présent :

R.W. LIGHTY et R.L. PLAISTED (1960) ont évalué les sources de variations ayant un modèle hiérarchique; origine, plantes, époque de réalisation des collections, préparations, cellules et chromosomes homologues, dans l'établissement du caryogramme d'un clône de Lilium candidum. Cette analyse statistique a été faite par estimation de valeur des composants de variance des rapports du bras long au bras court de trois paires de chromosomes homologues sans et avec constriction secondaire, mesurés sur des dessins tracés à la chambre claire à partir des préparations effectuées suivant la méthode d'écrasement. Trouvant des valeurs élevées pour des composants de variance, en ce qui concerne les préparations, les cellules et les chromosomes homologues, ces auteurs concluent que le matériel vivant présente une structure homogène qui cesse de l'être à partir du moment où la manipulation intervient.

Sur Secale cereale, J. SYBENGA a remarqué en 1959 l'effet différentiel d'écrasement à pression inégale. Ainsi la taille chromosomique et le rapport des bras se trouvent affectés et il existe entre les cellules ayant subi des pressions inégales des différences statistiquement significatives. Dans d'autres travaux cet auteur compare les divers procédés utilisés pour mesurer les différents éléments chromosomiques. Les mensurations sont ef-

fectuées :

1) soit directement grâce à un oculaire micrométrique et un objectif à immersion 100 x.

2) soit à partir de photographies réalisées avec un objectif à immersion 100 x.

3) Enfin sur des photographies effectuées à l'objectif à immersion 40 x et portées à 100 x par l'agrandissement.

Cet auteur n'a pas constaté de différences sensibles dans les résultats obtenus par les première et deuxième méthodes, au contraire ceux obtenus à partir de la troisième méthode se sont révélés moins stables.

Une dernière tentative de ce même auteur consiste à comparer l'action de trois substances au cours du prétraitement : l'oxyquinoléine, l'α-monochloronaphtalène et la colchicine. Ses résultats montrent que l'on peut employer n'importe laquelle car aucune différence significative ne peut être mise en évidence.

A. BAJER (1959) fait deux constatations :

1) les chromosomes appartenant à une paire homologue possèdent des tailles légèrement différentes à l'intérieur d'une même cellule et entre cellules.

2) La longueur d'un chromosome commence à décroître après la disparition de la membrane nucléaire, jusqu'à la métaphase où elle reste constante pendant uue courte durée; mais elle diminue à nouveau durant l'anaphase. Cependant le volume chromosomique s'accroît jusqu'à la métaphase où il atteint son maximum.

M. SASAKI (1960) signale que :

1) Les chromosomes longs ont tendance à se contracter plus que les chromosomes courts dans la même cellule.

2) Le degré de spiralisation des chromatides n'est pas le même dans les bras long et court à un stade donné du cycle mitotique.

3) Les chromosomes les plus contractés tendent à rapprocher leur constriction centromérique de la position médiane.

M. HEIMBURGER (1962) constate que chez un hybride d'Anemone, la longueur relative des chromosomes parentaux est conservée. Selon S. ESSAD (1962), les chromosomes parentaux réunis chez l'hybride conservent leur longueur absolue. Dans une étude destinée à déterminer la valeur des données cytogénétiques utilisées comme critères taxinomiques, chez 14 espèces et variétés de Solanum, P. LHOAS (1956) travaillant sur des coupes à la paraffine et réalisant des dessins chromosomiques à la chambre claire, remarque que ni la longueur totale de l'ensemble des chromosomes d'une plaque, ni le diamètre métaphasique ne peuvent servir de critères discriminants entre des espèces et des variétés. Mais la relation établie entre ces deux valeurs est une caractéristique spécifique de chaque taxon. C.R. BURNHAM (1964) signale que le rapport des bras dans les chromosomes d'un génome reste constant d'une cellule à l'autre chez le Maïs et le Seigle.

L'examen comparatif de ces divers résultats, parfois contradictoires, bien qu'ils soient un appoint d'information non négligeable par ailleurs, incite à les vérifier d'une façon particulièrement approfondie. C'est pourquoi nous avons été conduit à entreprendre, sur un plan précis, une série d'études statistiques.

Elles ont été réalisées sur les deux espèces intéressées afin d'obtenir des précisions exactes sur la variation chromosomique inter et intracellulaire, en ce qui concerne les paramètres T, C/L et T/θ. Nous avons adopté le plan factoriel à deux facteurs contrôlés : chromosomes, (7 par génome) cellules (16 et 15 respectivement pour L. perenne et F. pratensis) avec répétitions (2 par variable, chiffre qui correspond au nombre de chromosomes appartenant à une paire homologue) dont le modèle mathématique est le suivant : (1)

$$X_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

μ : Espérance mathématique

α : Effet chromosomes

β : Effet cellules

$\alpha\beta$: Intéraction chromosomes × cellules

ε : Erreur dont la distribution est gaussienne réduite avec E = 0 et $\sigma = 1$

i = Nombre chromosomique dans une cellule (7)

j = Nombre de cellules (16 pour L. perenne et 15 pour F. pratensis)

(1) En toute rigueur, on pourrait objecter que ces deux répétitions ne sont pas totalement indépendantes, puisqu'elles appartiennent à une paire homologue dans une cellule.

k = Nombre de répétitions (2).

La détermination de signification des divers effets a été effectuée par le test F de Snedecor au seuil de sécurité de 95 %.

La marche suivie dans les calculs, est résumée ci-dessous :

Facteur cellules (B)

Facteur chromosomes (A)	c : 1	2	.....	j	.....15 ou 16	
1	X_{111} X_{112}	X_{121} X_{122}				
2	X_{211} X_{212}					
i				$X_{ij.}$		$X_{i..}$
⋮ 7						
				$X_{.j.}$		$X_{...}$

X_{ijr} = variable aléatoire

l = nombre de paires homologues

c = nombre de cellules

n = nombre de répétitions

Exécution pratique des calculs

- Calcul des sommes de carrés :

pour l'effet chromosomes : $S.C_1 = \frac{1}{nc} \sum_i X_{i..}^2 - \frac{X_{...}^2}{nlc}$

pour l'effet cellules : $S.C_2 = \frac{1}{nl} \sum_j X_{.j.}^2 - \frac{X_{...}^2}{nlc}$

pour l'effet chromosomes × cellules :

$$S.C_3 = \frac{1}{n}\sum_{ij} X_{ij.}^2 - \frac{1}{nc}\sum_{i} X_{i..}^2 - \frac{1}{nl}\sum_{j} X_{.j.}^2 + \frac{X_{...}^2}{nlc}$$

pour déviation : $S.C_4 = \sum_{ijk} X_{ijk}^2 - \frac{1}{n}\sum_{ij} X_{ij.}^2$

pour totale : $\sum_{ijk} X_{ijk}^2 - \frac{X_{...}^2}{nlc}$

- Calcul des degrés de liberté :

	effet chrom.	effet cell.	chrom. × cell.	déviation	totale
degré de liberté	$l - 1$	$c - 1$	$(l - 1)(c - 1)$	$lc(n - 1)$	$lcn - 1$

- Calcul des carrés moyens :

$$C.M_1 = \frac{S.C_1}{l - 1}$$

$$C.M_2 = \frac{S.C_2}{c - 1}$$

$$C.M_3 = \frac{S.C_3}{(l - 1)(c - 1)}$$

$$C.M_4 = \frac{S.C_4}{lc(n-1)}$$

$$C.M_t = \frac{S.C_t}{lcn - 1}$$

- Calcul des composants de variances

$$\sigma_A^2 = \frac{1}{nc}(C.M_1 - C.M_3)$$

$$\sigma_B^2 = \frac{1}{nl}(C.M_2 - C.M_3)$$

$$\sigma_{AB}^2 = \frac{1}{n}(C.M_3 - C.M_4)$$

$$\sigma_e^2 = C.M_4$$

Les tableaux n° 6, 7 et 8 indiquent les résultats ainsi obtenus.

On constate d'abord pour les trois paramètres T, C/L et T/θ une différence hautement significative pour l'effet chromosomes chez les deux espèces, c'est à dire que les sept chromosomes des genomes de L. perenne et de F. pratensis sont différenciables.

L'effet cellules se révèle significatif pour le paramètree T mais pas pour les paramètres C/L et T/θ. Enfin, on enregistre un effet à peine significatif d'interaction qui peut être considéré comme négligeable.

Il est tout à fait remarquable que les coefficients de répétabilité, calculés pour le paramètre T, dans les deux espèces, soient si étroitement proches l'un de l'autre, avec les valeurs $r_L = 0,896$ et $r_F = 0,891$. Il en ressort que la variation de la longueur totale (T) entre deux chromosomes homologues est équivalente quelle que soit la paire considérée et l'espèce. De même les valeurs de r_L et r_F calculées pour les paramètres C/L et T/θ dans les deux espèces L. perenne et F. pratensis sont très proches les unes des autres, respectivement 0,868, 0,892 d'une part et 0,881, 0,863 d'autre part. Il en résulte incontestablement qu'à l'intérieur d'une cellule, les paramètres T, C/L et T/θ fournissent un grand pouvoir discriminant, pour la recherche des chromosomes appartenant à une paire homologue.

La mise en évidence de la variation hautement significative du paramètre T entre cellules en interdit tout usage, en tant que caractéristique distinctive, pour la détermination morphologique des chromosomes d'une cellule à l'autre. Au contraire les paramètres C/L et T/θ ne présentant pas de variations significatives entre cellules, se révèlent d'excellents critères pour l'identification chromosomique d'une cellule à l'autre.

La stabilité remarquable du paramètre C/L implique donc l'identité rigoureuse de variation dimensionnelle des deux bras d'un chromosome. Bien que le rapport des variations subies par les deux bras reste constant, la somme de ces variations constituant la fluctuation de T, se révèle instable entre cellules.

Quant à la constance de variations chromosomiques intercellulaires, pour le paramètre T/θ, le moins qu'on puisse dire est que l'ensemble des chromosomes d'une plaque subit d'une façon égale les variations auxquelles il est soumis. Comme une suite logique, on peut admettre que cette identité de variations, enregistrée pour tous les chromosomes d'une plaque, est une

TABLEAU N° 6

Calcul des sommes des carrés, carrés moyens et les composants de la variance pour le paramètre T dans les deux espèces parentales.

ramètre (T)

L. perenne

nb. cellules = C = 16
nb. Chromosomes = l = 7
nb. de répétition = n = 2

gine iations	Sommes des Carrés	degrés de liberté	Carrés moyens calculés	Carrés moyens attendus	F	Sign.
fet mosomes	$S C_1 = 1338,29$	6	$CM_1 = 223,05$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{CM_1}{CM_4} = 241,33$	S
fet ules	$S.C_2 = 258,90$	15	$C.M_2 = 17,26$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nl\sigma_B^2$	$\frac{CM_2}{C.M_3} = 17,85$	S.
actions	$S.C_3 = 87,03$	90	$C.M_3 = 0,97$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{CM_3}{C.M_4} = 1,025$	
ation	$S C_4 = 105,63$	112	$CM_4 = 0,94$	σ_e^2		
le	$S.C_t = 1789,85$	223	$C.M_t = 8,03$	$\sigma_e^2 + \frac{nlc-n}{nlc-1}\sigma_{AB}^2 + \frac{nlc-nc}{nlc-1}\sigma_A^2 + \frac{nlc-nl}{nlc-1}\sigma_B^2$		

5,58 $\quad \sigma_B^2 = 1,30 \quad \sigma_{AB}^2 = 0,165 \quad \sigma_e^2 = 0,86 \quad \sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_e^2 = 7,9$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,891$$

ramètre (T)

F. pratensis

nb. cellules = C = 15
nb Chromosomes = l = 7
nb. de répétition = n = 2

gine es iations	Sommes des Carrés	degrés de liberté	carrés moyens calculés	Carrés moyens attendus	F	Sign.
fet omosomes	$S.C_1 = 1012,18$	6	$C.M_1 = 168,70$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{CM_1}{CM_4} = 196,16$	S.
fet ules	$S.C_2 = 272,25$	14	$C.M_2 = 19,45$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nl\sigma_B^2$	$\frac{CM_2}{C.M_3} = 16,34$	S.
action	$S.C_3 = 100,25$	84	$C.M_3 = 1,193$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{CM_3}{CM_4} = 1,38$	
iation	$S.C_4 = 90,75$	105	$C.M_4 = 0,86$	σ_e^2		
ale	$S.C_t = 1475,43$	209	$C.M_t = 7,06$	$\sigma_e^2 + \frac{nlc-n}{nlc-1}\sigma_{AB}^2 + \frac{nlc-nc}{nlc-1}\sigma_A^2 + \frac{nlc-nl}{nlc-1}\sigma_B^2$		

5,58 $\quad \sigma_B^2 = 1,30 \quad \sigma_{AB}^2 = 0,165 \quad \sigma_e^2 = 0,86 \quad \sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_e^2 = 7,9$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,891$$

TABLEAU N° 7

Calcul des sommes des carrés, carrés moyens et des composants de la variance pour le paramètre C/L dans les deux espèces parentales.

nb. cellules = C = 16
nb. chromosomes = l = 7
nb de répétition = n = 2

mètre C/L — L. pérenne

ine des tions	Sommes des Carrés	degrés de liberté	Carrés moyens calculés	Carrés moyens attendus	F	Sign.
t mosomes	S.C1 = 4,8853	6	C.M1 = 0,8142	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{C.M_1}{C.M_4} = 203,55$	S.
et ules	S.C2 = 0,0670	15	C.M2 = 0,0045	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nl\sigma_B^2$	$\frac{C.M_2}{C.M_3} = 0,670$	N.S.
action	S C3 = 0,5995	90	C M3 = 0,0067	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{C.M_3}{C.M_4} = 1,664$	
ation	S C4 = 0,4481	112	C.M4 = 0,0040	σ_e^2		
ale	S.Ct = 5,9999	223	C Mt = 0,0269	$\sigma_e^2 + \frac{nlc-n}{nlc-1}\sigma_{AB}^2 + \frac{nlc-nc}{nlc-1}\sigma_A^2 + \frac{nlc-nl}{nlc-1}\sigma_B^2$		

0,0252 $\quad \sigma_B^2 = -1,6\times10^{-4} \quad \sigma_{AB}^2 = 1,3\times10^{-3} \quad \sigma_e^2 = 4\times10^{-3} \quad \sigma_x^2 = \sigma_A^2+\sigma_B^2+\sigma_{AB}^2+\sigma_e^2 = 3\times10^{-2}$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,868$$

nb. cellules = C = 15
nb. chromosomes = l = 7
nb. de répétition = n = 2

amètre C/L — F. pratensis

ine des ations	Sommes des Carrés	degrés de liberté	Carrés moyens calculés	carrés moyens attendus	F	Sign.
t mosomes	S.C1 = 4,1280	6	C.M1 = 0,6880	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{C.M_1}{C.M_4} = 237,24$	S.
et les	S.C2 = 0,0562	14	C.M2 = 0,0040	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nl\sigma_B^2$	$\frac{C.M_2}{C.M_3} = 0,839$	N.S.
action	S.C3 = 0,4018	84	C.M3 = 0,0048	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{C.M_3}{C.M_4} = 1,665$	
ation	S.C4 = 0,3016	105	C.M4 = 0,0029	σ_e^2		
ale	S.Ct = 4,8876	209	C.Mt = 0,0234	$\sigma_e^2 + \frac{nlc-n}{nlc-1}\sigma_{AB}^2 + \frac{nlc-nc}{nlc-1}\sigma_A^2 + \frac{nlc-nl}{nlc-1}\sigma_B^2$		

$^2 = 0,23\times10$ $\quad \sigma_B^2 = -0,5\times10^{-4} \quad \sigma_{AB}^2 = 0,9\times10^{-3} \quad \sigma_e^2 = 0,3,10^{-2} \quad \sigma_x^2 = \sigma_A^2+\sigma_B^2+\sigma_{AB}^2+\sigma_e^2 = 0,3\times10^{-1}$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,892$$

TABLEAU N° 8

Calcul des sommes des carrés, carrés moyens et des composants de la variance pour le paramètre T/θ dans les deux espèces parentales.

nb cellules = c = 16
nb chromosomes = ℓ = 7
nb. de repétition = n = 2

nètre T/θ — L. perenne

re des ions	Sommes des carrés	degrés de liberté	carrés moyens calculés	carrés moyens attendus	F	Sign.
x somes	$S.C_1 = 5,1709$	6	$C.M_1 = 0,8618$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{C.M_1}{C.M_4} = 239,39$	S.
s	$S.C_2 = 0,0040$	15	$C.M_2 = 0,0003$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + n\ell\sigma_B^2$	$\frac{C.M_2}{C.M_3} = 0,073$	N.S.
tions	$S.C_3 = 0,3240$	90	$C.M_3 = 0,0036$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{C.M_3}{C.M_4} = 1,006$	
ion	$S.C_4 = 0,4009$	112	$C.M_4 = 0,0036$	σ_e^2		
e	$S.C_t = 5,8998$	223	$C.M_t = 0,0265$	$\sigma_e^2 + \frac{n\ell c - n}{n\ell c - 1}\sigma_{AB}^2 + \frac{n\ell c - nc}{n\ell c - 1}\sigma_A^2 + \frac{n\ell c - n\ell}{n\ell c - 1}\sigma_B^2$		

$\sigma_B^2 = 0,27 \times 10^{-1}$ $\sigma_B^2 = -0,24 \times 10^{-3}$ $\sigma_{AB}^2 = 0,1 \times 10^{-4}$ $\sigma_e^2 = 0,36 \times 10^{-2}$ $\sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_e^2 = 0,3 \times 10^{-1}$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,881$$

nb. cellules = c = 15
nb. Chromosomes = ℓ = 7
nb. de répétition = n = 2

ètre T/θ — F. pratensis

e des ions	Sommes des Carrés	degrés de liberté	Carrés moyens calculés	Carrés moyens attendus	F	Sign.
osomes	$S.C_1 = 3,7371$	6	$C.M_1 = 0,6228$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + nc\sigma_A^2$	$\frac{C.M_1}{C.M_4} = 188,73$	S.
es	$S.C_2 = 0,0004$	14	$C.M_2 = 0,0314$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2 + n\ell\sigma_A^2$	$\frac{C.M_2}{C.M_3} = 0,007$	N.S.
action	$S.C_3 = 0,3891$	84	$C.M_3 = 0,0046$	$\sigma_e^2 + n\sigma_{AB}^2$	$\frac{C.M_3}{C.M_4} = 1,393$	
tion	$S.C_4 = 0,3492$	105	$C.M_4 = 0,0033$	σ_e^2		
le	$S.C_t = 4,4759$	209	$C.M_t = 0,0214$	$\sigma_e^2 + \frac{n\ell c - n}{n\ell c - 1}\sigma_{AB}^2 + \frac{n\ell c - nc}{n\ell c - 1}\sigma_A^2 + \frac{n\ell c - n\ell}{n\ell c - 1}\sigma_B^2$		

$\sigma_B^2 = 0,2 \times 10^{-1}$ $\sigma_B^2 = 0,33 \times 10^{-3}$ $\sigma_{AB}^2 = 0,65 \times 10^{-3}$ $\sigma_e^2 = 0,33 \times 10^{-2}$ $\sigma_x^2 = \sigma_A^2 + \sigma_B^2 + \sigma_{AB}^2 + \sigma_e^2 = 0,24 \times 10^{-1}$

$$r = 1 - \frac{\sigma_e^2}{\sigma_x^2} = 0,863$$

conséquence directe de leur analogie structurale. Cette conception ne fait que confirmer les certitudes déjà acquises en ce domaine.

Ainsi démontrée, la stabilité des paramètres C/L et T/θ à l'intérieur d'une cellule et d'une cellule à l'autre, permet de les considérer comme des caractéristiques spécifiques quantitatives des chromosomes.

D - COMPARAISON DES CARYOGRAMMES DES DEUX ESPECES

Une étude comparative pour les chromosomes de même rang et ceux dont la distinction visuelle prête à confusion à l'intérieur d'une espèce, a été entreprise en raison de l'usage que nous en ferons ultérieurement.

Cette étude porte seulement sur les deux paramètres C/L et T/θ, dont la stabilité d'une cellule à l'autre vient d'être démontrée statistiquement.

La comparaison a été réalisée par deux méthodes :

1) plan factoriel à deux facteurs contrôlés (espèces, chromosomes) avec répétition (2 chromosomes homologues), mettant ainsi en évidence la différence interspécifique pour deux chromosomes comparés. A l'intérieur des espèces ce plan nous a permis de déceler la différence entre des chromosomes considérés jusqu'ici, par des auteurs comme indiscernables (S. ESSAD, 1962).

2) test t de Student, ayant pour but de rechercher si les différences des moyennes des deux chromosomes qui font l'objet de comparaison, sont significatives ou pas.

Les tableaux n° 9 et 10 montrent les valeurs obtenues pour F et t au seuil de sécurité 95 %, concernant la comparaison des paramètres C/L et T/θ entre deux espèces et à l'intérieur des espèces.

Il ressort (tableau n° 9) de la confrontation des valeurs de $F_{0,05}$ et de $t_{0,05}$ que, mis à part D et F, tous les chromosomes de même rang dans les deux espèces sont discernables par l'un ou l'autre des rapports C/L et T/θ. En réalité, pour ces deux chromosomes, il s'agit d'une identité perceptible tant sur le plan morphologique que sur le plan des caractéristiques spécifiques quantitatives. Le graphique de la figure n° 8 permet la comparaison des caryotypes des deux espèces à l'aide des paramètres C/L et T/θ.

T A B L E A U N ° 9

Comparaison de chromosomes des deux génomes parentaux pour les paramètres C/L et T/θ grâce au plan factoriel et au test T de Student.

VALEURS OBTENUES pour F

(C/L) F 0,05 4,40 pour 1 et 3 d.

	A	B	C	D	E	F	G
L.perenne	9,732	37,657	3,440	0,194	5,110	1,930	11,645
F.pratensis	A	C	cs B	D	E	F	G
Significat.n	S.	S.	N.S.	N.S.	S.	N.S.	S.

(T/θ)

	A	B	C	D	E	F	G
L.perenne	2,261	0,178	5,700	1,863	2,178	1,393	39,150
F.pratensis	A	C	B	D	E	F	G
Significat.n	N.S.	N.S.	S.	N.S.	N.S.	N.S.	S.

VALEURS OBTENUES pour t

(C/L) $t_{0,05}$ 1,96 pour 60 d.l.

	A	B	C	D	E	F	G
L. perenne	4,931	5,312	1,765	0,375	2,010	1,901	5,122
F.pratensis	A	C	B	D	E	F	G
Significat.n	S.	S.	N.S.	N.S.	S.	N.S.	S.

(T/θ)

	A	B	C	D	E	F	G
L. perenne	1,056	0,304	2,478	1,662	1,818	0,904	6,030
F.pratensis	A	C	B	D	E	F	G
Significat.n	N.S.	N.S.	S.	N.S.	N.S.	N.S.	S.

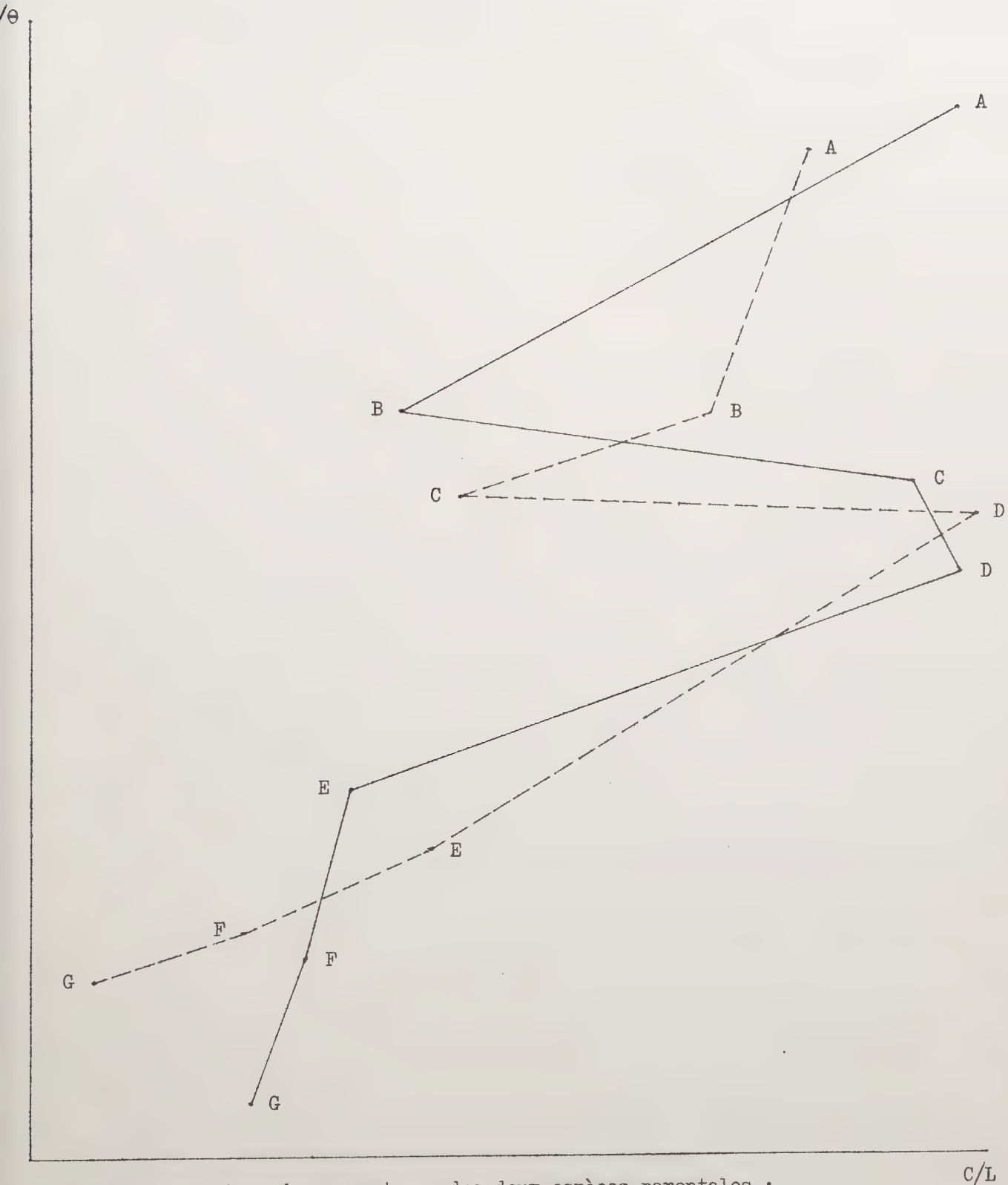


Fig. 8. - Comparaison des caryotypes des deux espèces parentales :
L. perenne : ————
F. pratensis : — — — — —

TABLEAU 10. Valeurs de F (Snedecor) et de t (Student) obtenues pour comparaison des chromosomes à l'intérieur des espèces à l'aide des paramètres C/L et T/θ.

Valeurs de F

		C/L	T/θ
L. perenne			
$F_{0,05} \neq 4,54$ pour 1 et 15 degrés de liberté.	B cs - E cs	1,978	72,499
F. pratensis			
$F_{0,05} \neq 3,34$ pour 2 et 28 degrés de liberté.	E - F - G	8,563	44,758

Valeurs de t

		C/L	T/θ
L. perenne			
$t_{0,05} \neq 1,96$ pour 62 degrés de liberté	B cs - E cs	1,299	10,869
F. pratensis			
$t_{0,05} \neq 1,96$ pour 58 degrés de liberté.	E - F	5,262	2,435
	E - G	10,211	4,129
	F - G	5,213	1,829

D'autre part, à l'intérieur des espèces, pour L. perenne, les deux chromosomes à constriction secondaire B cs et E cs, et pour F. pratensis les trois chromosomes E, F et G présentent des différences de moyennes significatives et de ce fait, se révèlent tous discernables.

Enfin, la comparaison de $\bar{\theta}$ des deux espèces L. perenne et F. pratensis ayant respectivement les valeurs $\bar{\theta}_L = 4,778\mu$ avec $\sigma = 0,420\mu$ et $\bar{\theta}_F = 4,914\mu$ avec $\sigma = 0,326\mu$, donne pour t la valeur de 1,006 inférieure à celle de $t_{0,05}$ pour 29 degrés de liberté.

E - CONCLUSION

Parmi beaucoup de caractères utilisés pour distinguer les taxa les uns des autres, les caractères purement caryologiques se révèlent précieux. Leur importance ne vaut, d'ailleurs, que par la finesse et la perfection des techniques employées. Avec des techniques non appropriées, tant pour la réalisation des préparations chromosomiques que pour l'analyse proprement dite, on ne peut que recueillir des données imprécises servant de base à des interprétations douteuses.

Les techniques classiques (fixation, inclusion à la paraffine, coupes colorées à l'hématoxyline, au violet de gentiane ou au réactif de Feulgen) sont loin de donner entière satisfaction. Quant à l'exploitation des plaques métaphasiques grâce à la chambre claire, elle n'apporte pas une précision suffisante. Ceci explique que les résultats obtenus par des auteurs comme FAWORSKI, PETO et RANCKEN ont pu être modifiés en utilisant la méthode proposée dans ce travail.

La technique d'écrasement mieux adaptée que celle des coupes à ce genre de recherches, fournit des résultats d'une très grande précision. Elle permet, en particulier, une observation plus fine des constrictions primaires et secondaires. L'emploi d'un agent mitoclasique (α-monochloronaphtalène) provoquant une contraction des chromosomes, accentue encore des constrictions et met ainsi en valeur les caractéristiques morphologiques du stock chromosomique. Cette technique est universellement admise par tous les cytogénéticiens, chacun d'eux lui apportant des modifications légères suivant le matériel auquel elle est destinée.

Grâce à des mensurations chromosomiques faites sur photographies, il a été possible d'établir et d'analyser les caryogrammes de L. perenne et de F. pratensis d'une manière extrêmement précise et d'identifier, à l'aide des caractéristiques spécifiques quantitatives, tous les chromosomes de leurs génomes.

Les résultats obtenus par ESSAD sont les seuls à pouvoir supporter la comparaison avec les nôtres, puisqu'il a utilisé également une technique d'écrasement. Mais en raison du nombre restreint des données recueillies par cet auteur, les résultats quantitatifs obtenus ne sauraient correspondre qu'à des dimensions approchées. Effectivement, exceptées quelques rares ressem-

blances, d'emblée perceptibles entre nos propres résultats et les siens, aucune analogie profonde ne peut être mise en évidence, surtout en ce qui concerne les valeurs caractéristiques spécifiques quantitatives C/L et T/θ de chaque chromosome.

L'utilisation de ces paramètres nous a permis de distinguer et d'identifier parfaitement les deux chromosomes porteurs d'une constriction secondaire sur bras long chez L. perenne et les trois plus petits qui en sont dépourvus chez F. pratensis, chromosomes que n'a pu reconnaître ESSAD.

D'autre part, les valeurs que nous avons obtenues pour $\bar{\theta}_L$ et $\bar{\theta}_F$ sont significativement différentes de celles qu'a établies cet auteur

En raison de tout ce qui précède, les caryogrammes auxquels nous sommes parvenus apparaissent très différents de ceux proposés par ESSAD tant pour la classification des chromosomes, que pour leurs dimensions réelles et les rapports qui en résultent.

Sur le plan des variations chromosomiques, on peut mentionner que la conclusion essentielle de cette étude est la mise en valeur des paramètres T, C/L et T/θ. T s'est révélé utilisable - à l'intérieur d'une cellule - pour la détermination des chromosomes appartenant à une paire homologue, tandis que C/L et T/θ peuvent, valablement, servir de critères discriminants chromosomiques inter et intrecellulaires. Il s'ensuit que le paramètre T ne possède pas de valeur distinctive à l'échelle intercellulaire, et que son utilisation est limitée strictement aux différences intracellulaires. Cependant les paramètres C/L et T/θ utilisés simultanément, le premier précisant la position centromérique, et le second désignant la valeur relative de la longueur totale d'un chromosome par rapport à la longueur totale moyenne du stock chromosomique, sont revêtus d'un pouvoir discriminant indiscutable, à l'intérieur et entre cellules. Leur appellation caractéristiques spécifiques quantitatives est donc justifiée.

En ce qui concerne les variations qualitatives qui découlent de la disparition occasionnelle des constrictions secondaires, nous avons été conduit, compte tenu des résultats obtenus, à émettre l'hypothèse suivante : la structure spiralée des constrictions secondaires étant responsable de leurs variations, suivant le degré d'enroulement de la spire, elles sont susceptibles d'être invisibles pour un observateur utilisant un microscope d'un pouvoir résolvant de 0,18µ ou rompues sous l'effet de la pression à laquelle elles

sont soumises au cours de la préparation.

Un examen comparatif des génomes des deux espèces à l'aide des caractéristiques spécifiques quantitatives, pour les chromosomes de même rang, nous a permis de mettre en évidence la dissemblance morphologique de tous les chromosomes sauf D et F. Leur identité émane d'une parenté étroite qui lie, sur le plan caryosystématique, les deux espèces L. perenne et F. pratensis.

IV - MORPHOLOGIE CHROMOSOMIQUE DES PLANTES R_1

A - INTRODUCTION

L'hybride F_1 ayant des étamines totalement indéhiscentes, il est impossible d'obtenir une F_2 à partir de celui-ci par autofécondation ou par fécondation croisée. Les descendances ont été obtenues par la voie de croisement en retour avec chacun des parents.

L'individu R_1, diploïde, possède, en général, 2n = 14 chromosomes dont sept sont apportés par le gamète femelle issu de l'hybride F_1 et sept autres par le gamète mâle.

L'apport chromosomique de l'hybride F_1 - LF 16 - est complété par contribution d'un stock chromosomique de L. perenne chez la R_1L et de F. pratensis chez la R_1F pour former un individu diploïde.

Comme nous l'avons précédemment signalé, chaque individu R_1 a été éclaté en trois plantes qui ont subi sans distinction, les mêmes investigations que les deux espèces parentales.

Les paramètres T, C/L et T/θ ont été établis, à partir de trois cellules, pour chaque individu R_1 analysé conformément au mode opératoire décrit au chapitre " Matériel et Techniques ".

L'ensemble de nos observations montre que tous les descendants du retrocroisement possèdent 2n = 14 chromosomes. Aucun chromosome surnuméraire n'est observé. De même, il n'y a pas plus de six chromosomes à constriction secondaire chez la R_1L et de quatre chez la R_1F.

D'emblée aucune analogie frappante ne semble pouvoir être retenue, entre R_1L et R_1F.

B - TRI DES CHROMOSOMES APPARTENANT AUX GENOMES DES PARENTS RECURRENTS

Pour pouvoir effectuer l'analyse des combinaisons chromosomiques des gamètes femelles issus de l'hybride F_1, qui se trouvent, chez les plantes de la R_1, réunis avec l'apport chromosomique de L. perenne ou F. pratensis, il était nécessaire de reconnaître, de regrouper et d'éliminer ces derniers. Dans ce but nous avons utilisé efficacement les caractéristiques spécifiques

quantitatives des chromosomes des deux espèces, C/L et T/θ, dont la fidélité a été soulignée auparavant.

L'utilisation du test t de Student au seuil de sécurité 95 %, a permis, en procedant à une comparaison de valeurs des deux échantillons de tailles différentes - espèces parentales et individus de la R_1 - de reconnaître les chromosomes parentaux. Il a été ainsi possible d'établir d'une part, chez la R_1L les sept chromosomes apportés par le génome L. perenne, et d'autre part, chez la R_1F, les sept chromosomes apportés par le génome F. pratensis.

Ce tri a pu être effectué pour tous les individus de la R_1L et de la R_1F, hormis la plante 16L 2, chez laquelle il est impossible de retrouver les sept chromosomes parentaux relevant du génome de L. perenne.

C - CAS PARTICULIER DE LA PLANTE 16L 2

Le stock chromosomique de la plante 16L 2 ne comporte pas la totalité des chromosomes du génome du parent récurrent, L. perenne. En revanche, nous y avons révélé l'existence d'un génome dont chaque élément est représenté en double.

La mise en évidence de deux génomes homologues a été faite grâce aux paramètres, T, C/L, T/θ, à l'intérieur des cellules, et C/L, T/θ, entre cellules.

L'étude statistique des données recueillies a confirmé parfaitement les résultats obtenus sur les chromosomes des parents initiaux.

On trouve pour le paramètre T, qui s'est révélé efficace à l'intérieur des cellules, un coefficient de répétabilité égal à 0,822 très proche des valeurs correspondantes obtenues pour les espèces parentales. En réalité, cette valeur reflète l'importance du degré de corrélation existant, pour le paramètre T, entre deux chromosomes attribuables à une paire homologue.

Il est donc incontestable que L. perenne n'a aucunement contribué, en qualité de parent mâle, à la formation de cette plante. Il s'agirait vraisemblablement d'un phénomène de parthénogenèse. Démontré par la voie cytogénétique, le cas particulier de la plante 16L 2 mériterait une étude approfondie de la méiose femelle de l'hybride, mais celle-ci sortirait du

cadre de la présente publication.

D - ETABLISSEMENT DES CARYOGRAMMES

Nous avons établi les caryogrammes des garnitures chromosomiques des gamètes femelles issus de l'hybride F_1, après avoir éliminé les chromosomes parentaux apportés, respectivement, par les gamètes mâles de L. perenne et de F. pratensis, chez les plantes de la R_1L et de la R_1F.

Ces caryogrammes sont représentés par les figures n° 9, 10, 11 et 12 où, les chromosomes sont rangés par ordre de taille décroissante leur bras long se trouvant en dessous.

On constate que, dans chacun de ces caryogrammes tous les chromosomes sont discernables les uns des autres; en d'autres termes, aucun chromosome n'est figuré plus d'une fois.

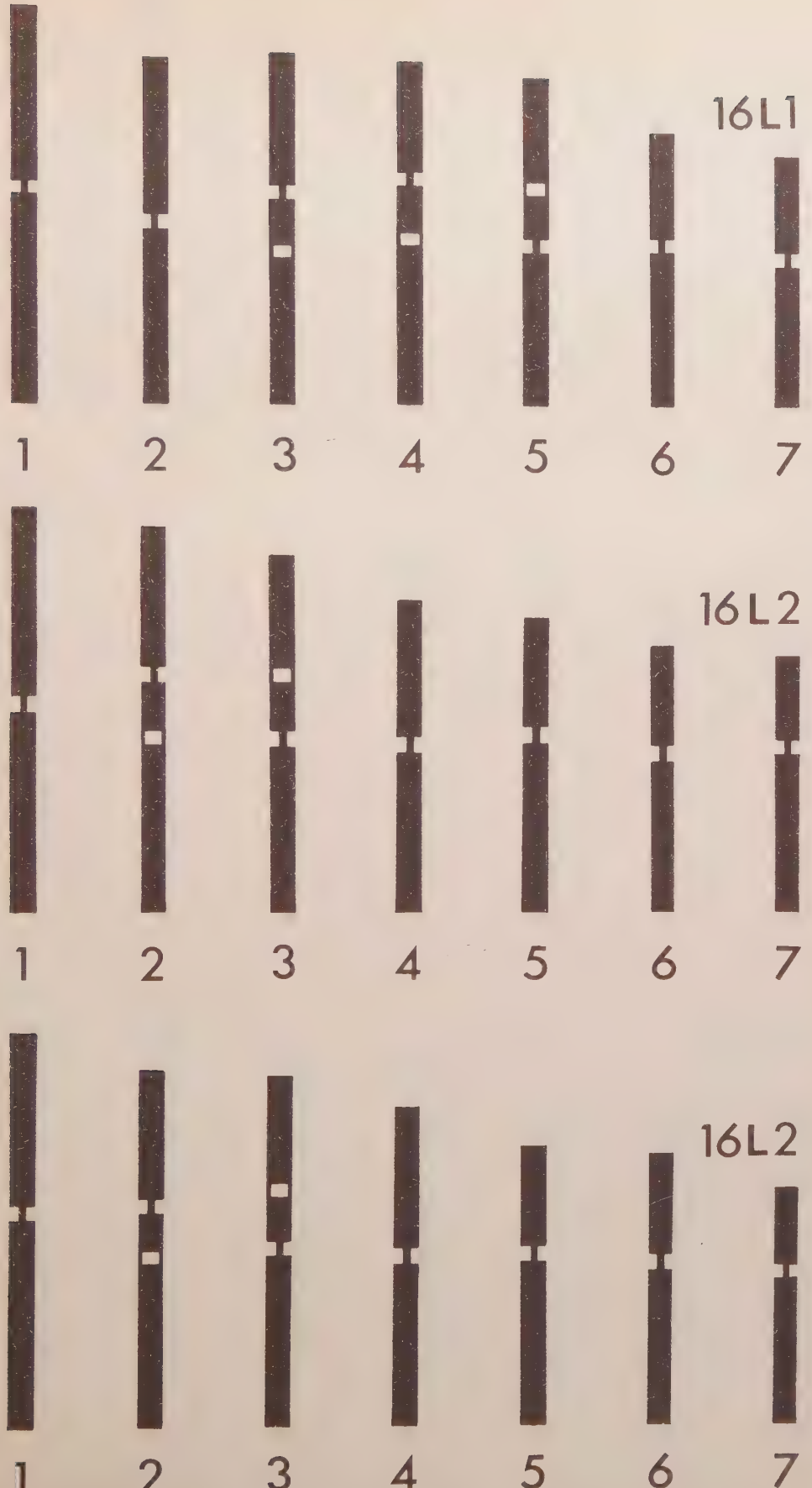
De plus, le nombre des chromosomes à constriction secondaire, varie de 1 à 3 par caryogramme et n'excède jamais ce dernier chiffre. Cette constatation confirme, compte tenu du nombre des chromosomes parentaux porteurs de constrictions secondaires, l'appariement exclusif de chacun des chromosomes d'une espèce parentale avec son homéologue de l'espèce antagoniste. Cette conception est confirmée par le fait qu'aucun caryogramme ne possède plus d'un chromosome porteur de constriction secondaire sur son bras court. En effet, les deux espèces parentales portant chacune un seul chromosome de ce type, l'hybride F_1 ne peut en disposer de deux que dans le cas d'un appariement différentiel des chromosomes homéologues de celles-ci. (1)

E - IDENTIFICATION DES CHROMOSOMES APPORTES PAR LES GAMETES DE L'HYBRIDE F_1

Comme pour le tri des chromosomes parentaux, cette identification a été effectuée grâce au test t de Student au seuil de sécurité de 95 %. Il s'agit encore de comparer deux échantillons de tailles différentes. Pour cela nous avons utilisé les paramètres C/L et T/θ, et seuls les chromosomes pour lesquels ceux-ci ont révélé simultanément une différence non significative, ont été retenus comme identiques aux chromosomes parentaux.

Ainsi, il est devenu possible d'identifier les chromosomes parentaux,

(1) homo et homéo : homos = semblable, homeos = semblable; deux degrés différents de similitude.



g: 9 - Caryogrammes des combinaisons gamétiques issues de F_1 (x 10.000)

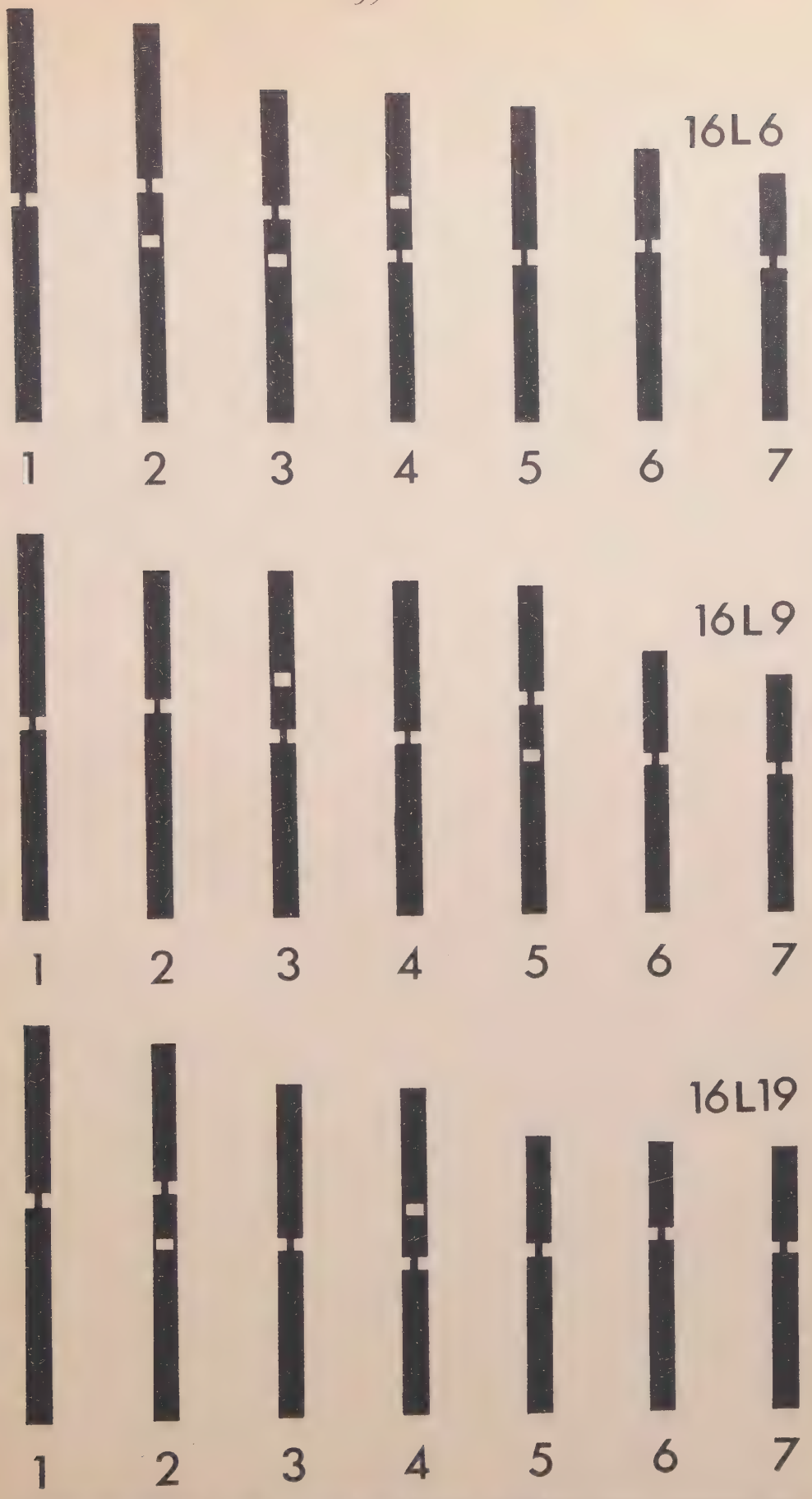


Fig: 10 : Caryogrammes des combinaisons gamétiques issues de F_1 (x 10.000)

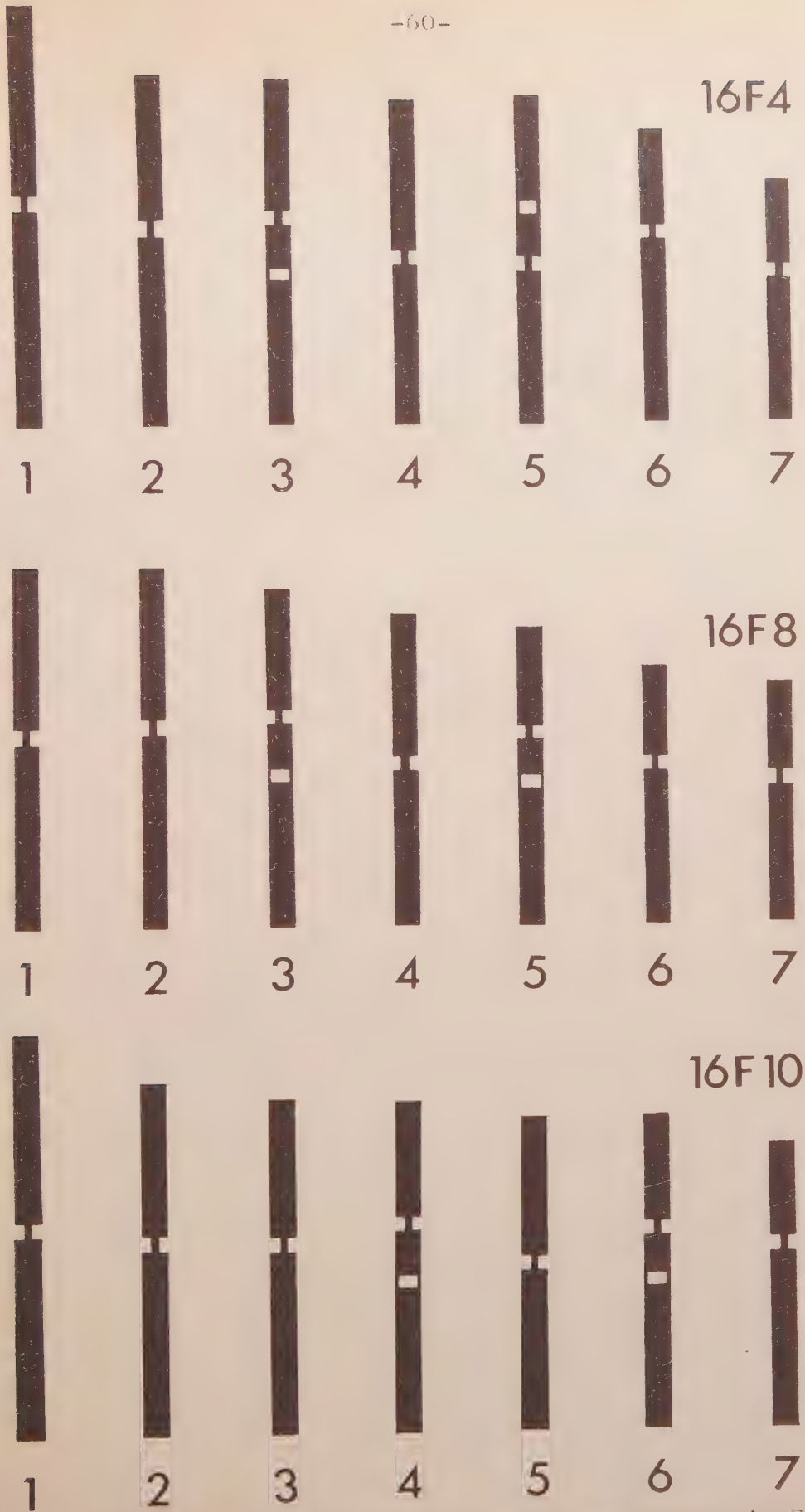


Fig: 11 : Caryogrammes des combinaisons gamétiques issues de F_1 (x 10.000)

g. :12 : Caryogrammes des combinaisons gamétiques issues de F_1 (x.10.000)

d'origine L. perenne ou F. pratensis, et ceux recombinés résultant d'interchanges des premiers à la suite de réalisation de crossing-over entre chromosomes homéologues apportés aux plantes de la R_1 par les gamètes femelles issus de l'hybride F_1.

Quatre sortes de constatations peuvent être faites à partir du tableau n° 11.

1) CAS GENERAL :

Les chromosomes D et F dont l'identité a été démontrée au cours de l'étude comparative des caryogrammes des deux espèces, sont présents dans tous les stocks chromosomiques issus de la F_1. Ceci est une autre preuve qui appuie les arguments précités en faveur d'un appariement des chromosomes homéologues des deux espèces parentales réunis chez l'hybride F_1.

Hormis la plante 16L 2, chez tous les stocks chromosomiques issus de l'hybride F_1, la supériorité numérique des chromosomes morphologiquement intacts d'origine L. perenne est frappante. (1)

Par ailleurs, sur un plan général, les chromosomes parentaux intacts constituent la fraction la plus importante au regard des chromosomes recombinés. Cet excès se traduit par les proportions respectives de 0,64 et de 0,36 c'est à dire que la participation relative des premiers est de 0,72 et de 0,28 pour L. perenne et F. pratensis.

En outre, les chromosomes résultant d'échanges entre B_L cs × C_F, cs C_L × cs B_F et E_L cs × E_F possèdent des bras médians qui conservent leur longueur initiale respective chez les chromosomes parentaux.

De plus,des chromosomes recombinés sont réalisés à la fois pour les cinq chromosomes différenciables des deux espèces parentales.

Enfin, nous constatons l'absence permanente du chromosome E_F dans tous les stocks chromosomiques observés issus de l'hybride F_1.

2) CAS DE LA R_1L :

Mis à part la plante 16L 2 qui sera considérée indépendamment, on constate que la part prise par les chromosomes recombinés et parentaux est

(1) Nous appelons chromosomes parentaux intacts ceux dont la ressemblance avec les chromosomes parentaux est démontrée par l'analyse cytogénétique et statistique.

conforme aux proportions de 0,32 et de 0,68 dans l'ensemble des stocks chromosomiques issus de l'hybride F_1. Cependant, les chromosomes parentaux montrent entre eux les proportions respectives de 0,64 et de 0,36 pour L. perenne et F. pratensis.

On enregistre l'absence totale des chromosomes A_L, cs C_L, cs B_F et E_F.

De plus, les chromosomes recombinés sont observés à tous les niveaux sauf à celui de $G_L \times G_F$.

En outre, les chromosomes C_F et G_F marquent leur présence une fois sur quatre.

Enfin, la présence du chromosome G_L est constatée trois fois sur quatre, tandis que celle de B_L cs et A_F l'est deux fois sur quatre.

3) CAS DE LA R_1F :

Les stocks chromosomiques issus de l'hybride F_1 comportent, dans cette catégorie de descendants, des chromosomes recombinés et parentaux conformes aux proportions 0,38 et 0,62. Cependant ces derniers présentent entre eux les proportions 0,79 pour L. perenne et 0,21 pour F. pratensis.

On constate que les chromosomes A_F et E_F sont absents totalement, tandis que cs C_L, G_L, cs B_F, C_F et G_F ne sont présents qu'une fois sur six.

De plus, on enregistre la présence des chromosomes B_L cs deux fois, E_L cs trois fois et A_L quatre fois sur six.

En outre, une des plantes étudiées dans cette catégorie, 16F 18, chétive depuis sa germination, n'a pu survivre. Bien que des soins particuliers lui fussent apportés, elle succomba, peut-être, de ses anomalies chromosomiques, sans pouvoir atteindre le stade de floraison.

Enfin, on observe la présence des chromosomes recombinés aux niveaux des cinq chromosomes différenciables des deux espèces parentales.

4) CAS DE LA PLANTE 16L 2 :

Il s'agit d'un cas particulier où le stock chromosomique issu de l'hybride F_1 est en double exemplaire.

La contribution des chromosomes recombinés et parentaux est conforme

TABLEAU N° 11

Différentes combinaisons gamétiques viables issues de l'hybride F_1

Plantes	Chrom. de L. perenne					Chrom.semblables		Chrom. de F. pratensis					Chromosomes recombinés				
	A	B	C	E	G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$	A	B	C	E	G	$A_L \times A_F$	$B_L \times C_F$	$C_L \times B_F$	$E_L \times E_F$	$G_L \times G_F$
16L 1		B		E	G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$	A							$C_L \times B_F$		
16L 2 (1)	A	B		E	G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$								$C_L \times B_F$		
16L 6					G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$	A						$B_L \times C_F$	$C_L \times B_F$	$E_L \times E_F$	
16L 9					G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$			C			$A_L \times A_F$		$C_L \times B_F$	$E_L \times E_F$	
16L 19		B		E		$D_{L,F}$	$F_{L,F}$					G	$A_L \times A_F$		$C_L \times B_F$		
16F 4					G	$D_{L,F}$	$F_{L,F}$						$A_L \times A_F$	$B_L \times C_F$	$C_L \times B_F$	$E_L \times E_F$	
16F 8	A	B		E		$D_{L,F}$	$F_{L,F}$								$C_L \times B_F$		$G_L \times G_F$
16F 10	A			E		$D_{L,F}$	$F_{L,F}$		B					$B_L \times C_F$			$G_L \times G_F$
16F 13	A	B		E		$D_{L,F}$	$F_{L,F}$								$C_L \times B_F$		$G_L \times G_F$
16F 16			C			$D_{L,F}$	$F_{L,F}$						$A_L \times A_F$	$B_L \times C_F$		$E_L \times E_F$	$G_L \times G_F$
16F 18	A					$D_{L,F}$	$F_{L,F}$			C		G			$C_L \times B_F$	$E_L \times E_F$	

(1) Plante d'origine apomictique.

♀ Constriction secondaire sur bras court.

♂ Constriction secondaire sur bras long.

aux proportions 0,14 et 0,86, mais ces derniers montrent entre eux les proportions de 1 et 0,00 respectivement pour L. perenne et F. pratensis. On peut en conclure à l'absence totale de chromosomes provenant de F. pratensis.

Les chromosomes A_L, B_L cs, E_L cs et G_L sont présents, et le seul chromosome recombiné résulte d'interchanges de cs $C_L \times$ cs B_F.

F - TEST DE VALIDITE DES MESURES ET DES CLASSIFICATIONS CHROMOSOMIQUES EFFECTUEES

Afin de vérifier la précision des mesures effectuées sur les éléments chromosomiques, et celle des identifications de tous les chromosomes réalisées dans les stocks chromosomiques des plantes de la R_1, nous avons été conduit à procéder à un test de validité en prélevant dans la série de la R_1L un éclat pour lequel nous ne connaissions pas le pied d'origine.

Cette plante a été soumise à nos investigations au même titre que les autres.

N'ayant pu reconnaître et trier tous les chromosomes du parent récurrent L. perenne, nous avons décelé l'existence d'un stock chromosomique diploïde possédant sept paires de chromosomes homologues. Nous en avons établi le caryogramme.

La reconnaissance de tous les éléments de sa garniture chromosomique, a permis de lever le doute en confirmant son identité à 16L 2 et en l'opposant à toutes les autres.

Ainsi, grâce aux techniques et critères utilisés, il a été possible de découvrir la véritable identité de cette plante. Les caryogrammes, intitulé 16L 2', mis en regard de celui de la plante 16L 2, fait apparaître cette identité.

G - CONFRONTATION DES RESULTATS OBTENUS

L'appariement des chromosomes parentaux en F_1, aux niveaux diploïde et tétraploïde (amphidiplïde), signalé parfait jusqu'ici par plusieurs auteurs, se fait entre chromosomes homéologues comme l'ont montré les résultats exposés au présent chapitre. En effet, le fait de repérer dans toutes

les combinaisons gamétiques de l'hyride F_1, les chromosomes semblables D et F des deux espèces parentales d'une part, l'existence d'un seul type de chromosome recombiné porteur de constriction secondaire sur bras court d'autre part, étaye bien cette conception. Ce type de chromosome pourrait résulter d'échanges entre chromosomes à constriction secondaire sur bras court, chaque génome parental en possédant un.

La présence de recombinaisons intéressant les cinq chromosomes différenciables, prouve que ceux-ci s'apparient parfaitement. Les chiasmas observés en prophase 1 de la méiose mâle de l'hybride F_1, signalés à maintes reprises depuis F.H. PETO (1933) donnent lieu à la réalisation d'interchanges chromosomiques, bien qu'on aît observé l'arrêt de terminalisation (S. ESSAD, 1962).

Il en résulte que l'échange du patrimoine héréditaire entre deux espèces parentales est réalisable et de ce fait l'introgression se révèle possible.

On constate de plus que, dans les chromosomes recombinés porteurs de constrictions secondaires, les bras médians possèdent la même longueur que ceux des chromosomes parentaux. A cet égard, il convient de remarquer l'égalité de la longueur de ces segments dans les chromosomes B_L cs, cs B_F, cs C_L, E_L cs, et les chromosomes recombinés relatifs résultant de leurs interchanges respectifs.

De telles constatations supposent que l'échange entre chromosomes parentaux se réalise dans les parties distales. Cette idée, conforme à l'hypothèse émise par plusieurs auteurs en particulier F.H. PETO (1933) et S. ESSAD (1962), selon laquelle il y aurait localisation terminale des chiasmas observés en prophase 1 de l'hybride F_1, apparaît admissible sinon pour tous les chromosomes différenciables des deux génomes parentaux, du moins pour les chromosomes homéologues : B_L cs × C_F, cs C_L × cs B_F et E_L cs × E_F.

Bien que l'obtention des chromosomes recombinés à tous les niveaux, soit possible, la fréquence d'apparition de ceux-ci demeure inférieure à celle des chromosomes parentaux (avec des proportions respectives 0,36 et 0,64 pour toutes les plantes de la R_1 exceptée 16L 2).

Si le seul fait du hasard avait présidé à l'ensemble des processus gamétophytiques, on devrait trouver une égalité des fréquences dans les

combinaisons gamétiques F_1 de toutes les plantes étudiées, pour les chromosomes parentaux et les chromosomes recombinés. Or, d'après les résultats obtenus, le nombre des chromosomes recombinés est nettement inférieur à celui des chromosomes parentaux. Il est établi par, ailleurs, d'après les travaux de D.M. GOPINATH, C.R. BURNHAM (1956) et de E. TURCOTTE (1958) sur le Maïs, qu'une des causes principales de létalité chez les hybrides interspécifiques est l'interchange chromosomique. En considération des faits invoqués, il est donc permis d'admettre la possibilité d'une sélection exercée au niveau gamétique, qui serait responsable d'élimination des combinaisons ne correspondant pas aux types viables.

Cette possibilité a été exprimée par différents auteurs :

En 1955, T.J. JENKIN, utilisant un caractère de coloration rouge de la base des coléoptiles de F. pratensis, déterminé par deux facteurs dominants complémentaires CR, a démontré cette disparition sélective des gènes provenant de F. pratensis dans la R_1L où, étant donnée la récessivité des allèles cr, originaires de L. perenne, tout gène dominant devait manifester son effet.

Cette possibilité a été confirmée par S. ESSAD (1962). Cet auteur, en prenant un facteur d'albinisme à l'hérédité monofactorielle présent chez L. perenne, a illustré la perte des gènes normaux provenant de F. pratensis chez la R_1L en obtenant une disjonction non conforme à celle d'un test-cross.(1)

Les proportions 0,72 et 0,28 caractérisent, dans la fraction des chromosomes parentaux, l'importance relative de la participation de chacun des parents L. perenne et F. pratensis à la composition des combinaisons gamétiques issues de la F_1. Ces nombres montrant la contribution inégale des patrimoines héréditaires parentaux à la composition des combinaisons propres aux gamètes provenant de l'hybride F_1, révèlent le net avantage des chromosomes d'origine L. perenne.

Là encore, il est question d'un phénomène qui ne saurait être aléatoire, mais au contraire imputable à uu choix en faveur de combinaisons dans lesquelles la part prise par les chromosomes de L. perenne est plus importante que celle des chromosomes de F. pratensis.

Il faut donc concevoir une autre sélection gamétique qui s'ajoute à celle signalée plus haut, la première agissant préalablement dans le sens

(1) le test-cross est un rétrocroisement dans lequel le parent récurrent utilisé est homozygote récessif pour le caractère considéré.

des chromosomes parentaux et la deuxième opérant ensuite sur ces derniers, à l'avantage des chromosomes de L. perenne.

Vraisemblablement E_F est le chromosome le plus touché par cette sélection puisqu'il est totalement éliminé dans toutes les combinaisons gamétiques F_1 étudiées.

Un examen comparatif de la R_1L et de la R_1F, montre que les proportions des chromosomes parentaux et recombinés sont très proches les unes des autres, avec des valeurs respectives 0,68, 0,32 et 0,62, 0,38. Toutefois, l'absence totale des chromosomes recombinés au niveau $G_L \times G_F$ dans la R_1L réduit la portée de ce rapprochement. Mais en raison du nombre restreint des plantes étudiées, il serait hasardeux de généraliser cette absence.

Quant aux proportions représentant la participation de chacun des deux parents dans la fraction des chromosomes parentaux, elles correspondent aux valeurs 0,64, 0,36 et 0,79, 0,21 respectivement pour L. perenne et F. pratensis dans la R_1L et dans la R_1F.

On constate donc un accroissement sensible de contribution des chromosomes de L. perenne au détriment de ceux de F. pratensis dans la R_1F par rapport à la R_1L.

Les combinaisons gamétiques F_1 des plantes 16F 4, 16F 8, 16F 13 et 16F 16 ne renferment pas de chromosomes d'origine F. pratensis; celles de 16F 10 et 16F 18 en contiennent, respectivement, 1 (B_F) et 2 (C_F et G_F).

Sachant que la plante 16F 18 est morte avant d'atteindre le stade de floraison, malgré les soins qui lui ont été apportés, on est tenté d'émettre l'hypothèse suivante : la coexistence du génome haploïde de F. pratensis et des chromosomes de cette espèce dans une combinaison gamétique de la F_1, en association avec les chromosomes parentaux et recombinés, paraît sinon impossible, du moins difficile.

En ce qui concerne la R_1L, cette question ne se pose pas avec une telle acuité. En effet, ses individus possédant un génome haploïde de L. perenne d'origine paternelle, le nombre des chromosomes provenant de F. pratensis est loin d'atteindre l'ampleur qu'il a chez les individus de la R_1F.

On se trouve donc devant un problème concernant la dose indispensable de chacune des catégories de chromosomes (les uns parentaux d'origine L. perenne ou F. pratensis, les autres recombinés) à la réalisation des combinaisons gamétiques issues de la F_1.

On peut envisager une autre sélection qui, poursuivant l'action de celles qui opèrent au niveau des gamètes, trierait les sporophytes d'après une dose déterminée des chromosomes de L. perenne qu'ils doivent obligatoirement contenir.

Envisagé sous cet angle, le problème de dosage chromosomique apparaît d'une extrême importance et on peut dire, dans le cas précis de ce matériel, que la dose minimale des chromosomes d'origine L. perenne entrant dans la composition d'un gamète issu de la F_1, doit être supérieure à 0,64 pour une fraction totale des chromosomes parentaux de 0,68.

Enfin, la condition nécessaire et suffisante de survie pour un sporophyte dont le gamétophyte femelle a déjà franchi le cap du premier dosage, est de disposer d'une dose supérieure à 0,28 de chromosomes d'origine L. perenne pour une proportion globale des chromosomes parentaux de 0,80.

Le cas de 16L 2 apparaît unique parmi toutes les plantes de la R_1, puisque chez elle la combinaison sporophytique est une image dédoublée de celle de la combinaison gamétophytique. Dans cette dernière, la proportion des chromosomes d'origine L. perenne est plus élevée par rapport à toutes les combinaisons gamétiques de la R_1. Elle est de 0,86 contre 0,14 qui caractérise la proportion des chromosomes recombinés. Les chromosomes parentaux d'origine F. pratensis sont totalement absents.

Le sporophyte de cette plante ne possède pas un génome haploïde de L. perenne en raison de son origine, bien qu'elle soit située dans la catégorie de la R_1L. Ce manque a été compensé par un apport considérable des chromosomes de L. perenne dans la réalisation de la combinaison gamétique F_1 ayant servi de base à sa formation.

De cette manière l'équilibre de dosage chromosomique a été restauré grâce à une contribution plus importante des chromosomes d'origine L. perenne au détriment de ceux de F. pratensis et recombinés. C'est pourquoi on assiste, dans ce cas précis, à un dérangement des proportions chromosomiques établies chez des plantes de la R_1L et de la R_1F.

En conséquence, on peut conclure que les sélections gamétiques et sporophytique se sont exercées simultanément au niveau des gamètes.

H - VARIATIONS QUALITATIVES DES CHROMOSOMES A CONSTRICTION SECONDAIRE PROVENANT DES PARENTS RECURRENTS

Nous avons aussi étudié la variation qualitative des chromosomes à constriction secondaire originaires des parents récurrents se trouvant dans les stocks chromosomiques des plantes de la R_1. Cet examen, pratiqué sur trois cellules par plante, concerne l'apparition ou la disparition des constrictions secondaires.

Les tableaux n° 12 et 13 montrent cette variation qualitative pour les chromosomes à constriction secondaire B_L cs, cs C_L, E_L cs et cs B_F.

On constate, tout d'abord, que l'apparition des constrictions secondaires se manifeste dix fois sur douze pour B_L cs, douze fois sur douze pour cs C_L, six fois sur douze pour E_L cs et six fois sur dix-huit pour cs B_F. Les valeurs obtenues pour ces rapports sont consignées au tableau n° 14 en regard de celles établies pour ces mêmes chromosomes chez les espèces parentales.

Il ressort de l'examen comparatif de ces données que le chromosome cs B_F est le seul à accuser une différence considérable, avec des valeurs 0,90 pour l'espèce F. pratensis et 0,33 pour l'ensemble des plantes de la R_1F, tandis que les trois autres propres à L. perenne ne présentent pas d'écart sensible.

La constriction secondaire de cs B_F apparaît seulement chez les deux plantes de la R_1F, 16F 4, et 16F 18. D'autre part, il se trouve que ces deux plantes sont les seules dont le stock chromosomique ne renferme pas de chromosomes à constriction secondaire appartenant à L. perenne, mais des chromosomes recombinés porteurs de constrictions secondaires. Cette constatation ressort de l'examen du tableau n° 15 où sont exposés les chromosomes parentaux ou recombinés porteurs de constrictions secondaires appartenant aux gamètes F_1 relatifs aux plantes de la R_1F.

Une telle situation incite à concevoir l'existence d'un effet compétitif résultant d'interaction interspécifique des organisateurs nucléolaires correspondant aux chromosomes porteurs de constrictions secondaires appartenant aux deux espèces parentales.

C.D. DARLINGTON (1941), travaillant sur Paris quadrifolia, a observé de semblables phénomènes.

De même, M. NAVASHIN (1934) a fait des observations analogues chez des hybrides interspécifiques de Crepis. Cet auteur met en cause l'existence de

TABLEAU N° 12

Variations qualitatives des chromosomes apportés par le génome de L. perenne aux plantes de la R_1L

Plantes	16L 1			16L 6			16L 9			16L 19		
Cel. / Chrom.	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
B_L cs	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
cs C_L	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
E_L cs	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	+

TABLEAU N° 13

Variations qualitatives des chromosomes apportés par le génome de F. pratensis aux plantes de la R_1F

lan-es	16F 4			16F 8			16F 10			16F 13			16F 16			16F 18		
Cel / om	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
B_F	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+

+ = présence de constriction secondaire

- = absence de constriction secondaire

TABLEAU N° 14

Fréquences d'apparation de constrictions secondaires des chromosomes parentaux chez L. perenne, F. pratensis et les plantes de la R_1

Plante / Chrom.	espèces parentales	R_1
B_L	26/32 = 0,81	10/12 = 0,83
C_L	32/32 = 1,0	12/12 = 1,0
E_L	20/32 = 0,62	6/12 = 0,50
B_F	27/30 = 0,90	6/18 = 0,33

TABLEAU N° 15

Variations qualitatives, dans trois cellules, des chromosomes parentaux et recombinés apportés par des gamètes F_1 aux six plantes de la R_1F.

Plantes	Cell.	B_L cs ou B_L cs × C_F	cs C_L ou cs C_L × cs B_F	E_L cs ou E_L cs × E_F	cs B_F
16F 4	1	B_L cs × C_F (-)	cs C_L × cs B_F (+)	E_L cs × E_F (+)	
	2	B_L cs × C_F (-)	cs C_L × cs B_F (+)	E_L cs × E_F (+)	
	3	B_L cs × C_F (-)	cs C_L × cs B_F (+)	E_L cs × E_F (+)	
16F 8	1	B_L cs (-)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
	2	B_L cs (+)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
	3	B_L cs (+)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
16F 10	1	B_L cs × C_F (+)		E_L cs (+)	cs B_F (-)
	2	B_L cs × C_F (+)		E_L cs (+)	cs B_F (-)
	3	B_L cs × C_F (+)		E_L cs (+)	cs B_F (-)
16F 13	1	B_L cs (+)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
	2	B_L cs (+)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
	3	B_L cs (+)	cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs (+)	
16F 16	1	B_L cs × C_F (-)	cs C_L (+)	E_L cs × E_F (+)	
	2	B_L cs × C_F (-)	cs C_L (+)	E_L cs × E_F (+)	
	3	B_L cs × C_F (-)	cs C_L (+)	E_L cs × E_F (+)	
16F 18	1		cs C_L × cs B_F (+)	E_L cs × E_F (-)	
	2		cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs × E_F (-)	
	3		cs C_L × cs B_F (-)	E_L cs × E_F (-)	

\+ = présence de constrictions secondaires.
\- = absence de constrictions secondaires.

certaines combinaisons interspécifiques au niveau des chromosomes parentaux dans le cas de l'amphiplastie différentielle.

Cependant nous pensons plutôt que le fait serait dû à la présence commune, dans un noyau, des organisateurs nucléolaires provenant des deux espèces, et non provoqué par des combinaisons chromosomiques interspécifiques.

I - CONCLUSIONS

Au cours de l'étude qui précède, nous avons pu dégager les points essentiels suivants :

1 - Les chromosomes parentaux réunis chez l'hybride F_1, connus jusqu'ici pour leur parfaite association, s'apparient avec leur homéologue.

Cette certitude a été acquise pour les chromosomes semblables, $D_L \times D_F$ et $F_L \times F_F$ d'une part, et pour les chromosomes B_L cs $\times$ C_F, cs $C_L \times$ cs B_F et E_L cs $\times$ E_F, parmi ceux qui sont différenciables, d'autre part, dans les deux espèces L. perenne et F. pratensis.

2 - Les interchanges des chromosomes appariés sont possibles.

3 - Les combinaisons gamétiques issues de la F_1 diffèrent selon les catégories envisagées, R_1L, R_1F et 16L 2, à l'intérieur de la R_1.

4 - Dans ces combinaisons, la contribution des chromosomes recombinés reste très inférieure à celle des chromosomes parentaux, et parmi ces derniers, les chromosomes d'origine L. perenne accusent une nette suprématie par rapport à ceux de F. pratensis.

5 - L'étude comparative des résultats obtenus a permis de mettre en évidence l'existence d'un phénomène sélectif qui s'exerce à deux niveaux différents :

a - Gamétique : agissant sur des gamétophytes en faveur des chromosomes parentaux d'abord et ceux de L. perenne tout particulièrement. L'intensité de cette dernière action varie selon le parent récurrent utilisé pour la réalisation du rétrocroisement; faible dans le cas de L. perenne et forte dans celui de F. pratensis.

b - Sporophytique : Complétant l'oeuvre de la première et opérant sur des sporophytes à l'avantage des chromosomes d'origine L. perenne.

6 - Il est précisé, de plus, pour ce matériel, le problème de dosage chromosomique dont la portée apparaît d'une importance capitale pour la survie des gamétophytes et des sporophytes.

7 - Enfin, la mise en évidence d'un phénomène de compétition inter-

spécifique pour les organisateurs nucléolaires, dont l'effet se manifeste par la disparition plus fréquente de la constriction secondaire du chromosome B_F réuni dans le même noyau avec les chromosomes porteurs de constrictions secondaires provenant de l'espèce antagoniste.

V - CARACTERES MORPHOLOGIQUES EXTERNES DES PLANTES ANALYSEES ET LEURS CORRELATIONS AVEC LES COMBINAISONS CHROMOSOMIQUES

A.- DEFINITION DES CARACTERES MORPHOLOGIQUES EXTERNES

Des caractères morphologiques externes des plantes analysées ont fait l'objet d'une étude, afin de déterminer leur mode de transmission des parents initiaux à l'hybride F_1 et aux descendants du rétrocroisement.

1 - CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUALITATIFS

Ces caractères sont indiqués au tableau n° 16 et correspondent respectivement à :

- Glume inférieure :

Il s'agit de l'absence ou de la présence de glume inférieure. On observe chez F. pratensis, chez l'hybride F_1 et chez tous les individus de la R_1F la présence de ce caractère, tandis que L. perenne et l'ensemble des plantes de la R_1L en sont dépourvus.

- Déhiscence staminale :

L. perenne et toutes les plantes de la R_1L présentent des étamines déhiscentes. Au contraire, F. pratensis, l'hybride F_1 et l'ensemble des individus de la R_1F possèdent des étamines indéhiscentes.

- Aristation des épillets :

Ce caractère se rapporte à l'absence ou à la présence d'aristation ou aux deux. L. perenne et toutes les plantes de la R_1L présentent d'aristation. L'hybride F_1, 16F 4 et 16F 16 montrent une alternative, tandis que F. pratensis et le reste des plantes de la R_1F sont dépourvus d'aristation.

- Forme de section du rachis :

Rectangulaire chez L. perenne, l'hybride F_1 et les individus de la R_1L, la section du rachis est triangulaire chez F. pratensis et toutes les plantes de la R_1F.

- Rapport Glume/Fleurs :

Il s'agit du nombre de fleurs atteintes ou dépassées par la glume supérieure. Cette valeur est supérieure ou égale à 2 pour F. pratensis et 16L 19, égale à 1 pour l'hybride F_1 et le reste des plantes de la R_1L, et

TABLEAU N° 16

Les caractères morphologiques qualitatifs de L. perenne, F. pratensis, l'hybride F_1 et des plantes de la R_1

Plantes	Section du rachis	Glume/ Fleurs	Pédonculation des épillets	Infloresc. p=panicule e=épi	Glume inférieure	Aristation des épillets	Déhiscence staminale
L. perenne	R	> 2	-	e	-	-	+
F. pratensis	T	< 1	+	p	+	+	-
F_1 (LF 16)	R	1	+	p	+	+ ou -	-
16L 1	R	1	-	e	-	-	+
16L 2	R	1	-	e	-	-	+
16L 6	R	1	-	e	-	-	+
16L 9	R	1	-	e	-	-	+
16L 19	R	2	-	e	-	-	+
16F 4	T	3/4	+ ou -	e	+	+ ou -	-
16F 8	T	2/3	+	p	+	+	-
16F 10	T	3/4	+	p	+	+	-
16F 13	T	3/4	+	e ou p	+	+	-
16F 16	T	2/3	+	p	+	+ ou -	-
16F 18 (1)							

R_1^L : 16L 1, 16L 2, 16L 6, 16L 9, 16L 19

R_1^F : 16F 4, 16F 8, 16F 10, 16F 13, 16F 16, 16F 18 (1)

(1) plante morte avant d'atteindre le stade de floraison.

\+ = présence

\- = absence

inférieure à 1 pour l'ensemble des individus de la R_1F.

- Pédonculation des épillets :

L. perenne et toutes les plantes de la R_1L présentent des épillets non pédonculés, tandis que F. pratensis, l'hybride F_1 et l'ensemble des individus de la R_1F possèdent des épillets pédonculés. Dans cette dernière la plante 16F 4 montre un phénotype intermédiaire.

- Type inflorescentiel :

On observe des panicules chez F. pratensis, l'hybride F_1, 16F 8, 16F 10 et 16F 16, et des épis chez L. perenne et l'ensemble des plantes de la R_1L et 16F 4. Quant à l'individu 16F 13, il possède des inflorescences tantôt en panicule tantôt en épi.

2 - CARACTERES MORPHOLOGIQUES QUANTITATIFS

Ces caractères sont consignés au tableau n° 17 :

- Densité des épillets :

Ce caractère se traduit par le rapport de la longueur des épillets (en mm) au nombre de fleurs qu'ils portent.

Cette valeur est de 1,03 pour F. pratensis et 16F 10, 1,25 pour L. perenne, l'hybride F_1, l'ensemble des plantes de la R_1L et le reste des individus de la R_1F.

- Rapport F/G1 :

Il s'agit du rapport de la longueur de la feuille située immédiatement sous l'inflorescence à la longueur de la glume inférieure.

Cette valeur est égale à 0,60 pour L. perenne et toutes les plantes de la R_1L, à 1,67 pour F. pratensis et à 0,82 pour l'hybride F_1 et l'ensemble des individus de la R_1F.

- Rapport G/G1 :

Ce caractère correspond au rapport de la longueur de la gaine de la feuille située immédiatement sous l'inflorescence à la longueur de la glume inférieure.

Sa valeur est 15,08 pour L. perenne et tous les individus de la R_1L, 43,57 pour F. pratensis et 24,26 pour l'hybride F_1 et l'ensemble des plantes de la R_1F.

TABLEAU N° 17

Les valences des Caratères morphologiques quantitatifs de L.perenne, F. pratensis, l'hybride F_1 et les plantes de la R_1

Plantes		Densité épillet	F/Gl	G/Gl
L. perenne		1,25	0,60	15,08
F. pratensis		1,83	1,67	43,57
Fl	(LF 16)	1,26	0,62	24,26
	16L 2	1,28	0,54	13,84
R_1L	16L 1	1,50	0,60	13,69
	16L 6	1,20	0,62	15,50
	16L 9	1,15	0,75	13,13
	16L 19	1,25	0,65	13,48
R_1F	16F 4	1,20	1,00	29,54
	16F 8	1,35	0,82	29,89
	16F 10	1,80	0,85	24,45
	16F 13	1,40	0,86	27,86
	16F 16	1,44	0,79	24,85
	16F 18 (1)			

(1) Plante morte avant d'atteindre le stade de floraison .

Pour tous ces caractères les erreurs standards sont très faibles ce qui justifie les hypothèses .

B - RECHERCHE DE CORRELATIONS ENTRE COMBINAISONS CHROMOSOMIQUES ET CARACTERES MORPHOLOGIQUES DES PLANTES ANALYSEES

La reconnaissance des combinaisons chromosomiques sporophytiques des plantes de la R_1 et l'analyse de leurs caractères morphologiques externes en parallèle avec ceux des parents initiaux et l'hybride F_1, autorise une tentative d'explication en vue de détermination de leur mode de transmission.

Les éléments nécessaires à une telle étude sont fournis par les tableaux n° 11, 16 et 17.

1 - CARACTERES QUALITATIFS

- Glume inférieure :

Ce caractère est sous la dépendance d'un couple d'allèles, Ee, dont le locus se trouve sur les chromosomes E_L cs et E_F des deux espèces parentales.

Les génotypes parentaux correspondent à :

F. pratensis	EE	présence du caractère.
L. perenne	ee	absence du caractère.

L'allèle E étant dominant sur l'allèle e, l'hybride F_1 présente la formule génotypique Ee et accuse la présence du caractère.

Les génotypes correspondant aux individus de la R_1 sont :

pour la R_1L	e-	ee	absence du caractère
		eE	présence du caractère (non observé)
pour la R_1F	E-	Ee	présence du caractère
		EE	présence du caractère

Les chromosomes résultant d'interchanges E_L cs × E_F apportés aux stocks chromosomiques 16L 6 et 16L 9 par les gamétophytes F_1, sont porteurs des loci renfermant l'allèle e originaire de L. perenne.

Le déterminisme génétique monofactorielle de ce caractère est

analogue à celui du caractère de fluorescence de GENTNER examiné par L. CORKHILL (1932), P.A. LINEHAN et S.P. MERCER (1933) et A.H. WOODFORD (1935) sur Lolium sp. et du caractère de l'albinisme étudié par S. ESSAD (1962) sur l'hybride L. perenne × F. pratensis.

- Déhiscence staminale :

Ce caractère est contrôlé, comme le précédent, par un couple d'allèles, Ee, dont le locus se trouve sur les chromosomes E_L cs et E_F.

Les parents initiaux ont pour génotypes :

F. pratensis	EE	indéhiscence staminale
L. perenne	ee	déhiscence staminale

L'allèle E dominant sur e, l'hybride F_1 possède le génotype Ee à indéhiscence staminale.

Les formules correspondant aux plantes de la R_1 sont :

pour la R_1L e- (ee déhiscence staminale ; eE indéhiscence staminale (non observé)

pour la R_1F E- (EE indéhiscence staminale ; Ee indéhiscence staminale

Les chromosomes issus d'interchanges E_L cs × E_F appartenant aux gamètes F_1 et présents chez 16L 6 et 16L 9 portent le locus correspondant à l'allèle e provenant de L. perenne.

- Aristation des épillets :

Un couple d'allèles Cc, dont le locus est porté par les chromosomes cs C_L et cs B_F, commande la manifestation de ce caractère de façon suivante :

- l'allèle dominant C induit la manifestation du caractère.
- l'allèle récessif c réprime l'induction du caractère.
- l'hétérozygote Cc entraîne une manifestation d'effet intermédiaire.

Les parents initiaux possèdent les génotypes suivants :

F. pratensis	CC	présence d'aristation
L. perenne	cc	absence d'aristation

Tandis que l'hybride F_1 présente la formule génotypique :

Cc aristation plus ou moins intermédiaire

Quant aux individus de la R_1, les génotypes sont :

pour la R_1L c- (cc absence du caractère ; cC aristation plus ou moins manquée (non observée)

pour la R_1F C- (CC aristation présente ; Cc aristation plus ou moins manquée (cas de 16F 4 et 16F 16)

Les chromosomes résultant d'un interchange cs C_L × cs B_F apportés aux stocks chromosomique de tous les individus de la R_1L et 16F 4, par les gamètes F_1 portent le locus renfermant l'allèle récessif c, originaire de L. perenne.

Cette interprétation est celle donnée par D.S. MATHAN et R.D. COLE (1964) pour expliquer le mécanisme du déterminisme génétique des dimensions foliaires correspondant aux trois génotypes, homozygote dominant, hétérozygote et homozygote récessif chez la Tomate.

- Forme de la section du rachis :

Ce caractère est déterminé par deux couples d'allèle, Cc et Gg, dont les loci sont sur les chromosomes cs C_L, cs B_F et G_L, G_F des deux espèces parentales.

Les parents initiaux possèdent les génotypes :

F. pratensis	cc gg	section triangulaire
L. perenne	CC GG	section rectangulaire

Les gènes C et G dominent respectivement leurs allèles c et g, de sorte

que la section du rachis chez l'hybride F_1 est rectangulaire avec un génotype hétérozygote Cc Gg.

La réalisation du caractère section rectangulaire, nécessite au moins la présence d'un gène dominant de chacun des deux couples alléliques dans le génotype d'une plante.

Les individus de la R_1 ont les formules génotypiques suivantes :

pour la R_1L C- G- { CC G- section rectangulaire ; Cc G- section rectangulaire

pour la R_1F c- g- { Cc Gg section rect. correspondant à 1/4 de R_1F (non observé) ; Cc gg, ; cc Gg, section triangulaire ; cc gg

Les chromosomes recombinés résultant d'interchanges cs $C_L \times$ cs B_F et $G_L \times G_F$ ou l'un des deux, appartenant aux gamétophytes F_1 présents chez les plantes 16F 4, 16F 8, 16F 10, 16F 13 et 16F 16 sont, respectivement, porteurs des loci renfermant les allèles c et g originaires de F. pratensis.

On peut rapprocher ce mécanisme génétique à celui établi par T.J. JENKIN (1955) pour la couleur rouge de la base des coléotiles qui, chez F. pratensis, dépend de deux facteurs complémentaires dominant transmissibles à l'hybride L. perenne × F. pratensis.

De même, le mode de transmission de "l'anthocyanine bleue" dans les grains d'aleurone de Secale cereale, étudié par P. WATKINS et W.J. WHITE (1964), est conditionné par l'action complémentaire des allèles dominants des loci A_x et B_y.

- Rapport Glume/Fleurs :

Deux couples d'allèles, Cc et Gg, dont les loci se trouvent respectivement sur les chromosomes cs C_L, cs B_F et G_L, G_F, conditionnent de la façon suivante la manifestation de ce caractère :

- le premier couple induit les valeurs suivantes du rapport :

homozygote dominant	CC	$R \gg 2$
hétérozygote	Cc	$R = 1$
homozygote récessif	cc	$R < 1$

- deuxième couple ayant un effet épistatique, modifie, à l'état homozygote dominant, les valeurs induites par le premier couple de la façon suivante :

C- GG $R < 1$

Les génotypes des parents initiaux et de l'hybride F_1 correspondent à :

	Génotypes	Rapports
L. perenne	CC gg	$R \gg 2$
F. pratensis	cc GG	$R < 1$
Hybride F_1	Cc Gg	$R = 1$

Les formules génotypiques relatives aux individus de la R_1 sont :

pour la R_1L C- g-

- CC gg $\gg 2$ (non observé)
- CC Gg < 2 (16L 19)
- Cc gg $= 1$ (le reste de la R_1L)
- Cc Gg $= 1$ (non observé)

pour la R_1F c- G-

- cc GG < 1
- cc Gg < 1
- cC GG < 1 (16F 16)
- cC Gg $= 1$ (non observé)

Les chromosomes recombinés provenant d'interchanges cs $C_L \times$ cs B_F $G_L \times G_F$, apportés aux stocks chromosomiques des plantes 16L 19 et 16F 16 par les gamètes F_1, portent repectivement, les loci contenant les gènes C et G, le premier d'origine L. perenne et le deuxième d'origine F. pratensis.

De plus, dans le même ordre d'idées, les chromosomes recombinés issus d'interchanges cs $C_L \times$ cs B_F, présents chez tous les individus de la R_1L sauf 16L 19, sont porteurs des loci renfermant l'allèle c originaire de F. pratensis.

Ce mode de transmission est assimilable à ceux illustrés par D. de NETTANCOURT, W.F. GRANT (1964) sur la couleur rouge de la tige chez

Lotus corniculatus L. et par M.B. FORDE (1964) sur la composition de térébenthine chez l'hybride Pinus attenuata.

- Pédonculation des épillets :

Trois couples d'allèles sont responsables de la manifestation de ce caractère :

- un couple d'allèles, Aa, inducteur du caractère avec dominance du premier gène sur le deuxième. Le locus de ce couple se trouve sur les chromosomes A_L et A_F.

- un couple de gènes, Gg, dont l'allèle dominant G réprime l'effet du gène A. Pour que cette répression soit réalisable, la présence en position homozygote du troisième couple d'allèles Cc est obligatoire.

- ce dernier couple agit en gène modificateur dont l'allèle dominant C à l'etat homozygote atténue l'action du gène G.

Les loci du deuxième et du troisième couple d'allèles sont situés respectivement sur les chromosomes G_L, G_F et cs C_L, cs B_F.

Les parents initiaux et l'hybride F_1 ont pour génotypes :

F. pratensis	AA CC gg	épillets pédonculés.
L. perenne	aa cc GG	épillets sessiles.
Hybride F_1	Aa Cc Gg	épillets pédonculés.

Les formules génotypiques des individus de la R_1 correspondent à :

pour la R_1L	a- c- G-	aA cC G-	épillets pédonculés. (non. ob.)
		aA cc G-	épillets sessiles. (non ob.)
		aa c- G-	épillets sessiles.
pour la R_1F	A- C- g-	A- CC G-	phénotype intermédiaire (16F 4)
		A- Cc G-	épillets pédonculés.

Les chromosomes recombinés résultant d'interchanges de cs C_L × cs B_F, apportés aux stocks chromosomiques de toutes les plantes de la R_1L, par les gamètes F_1, portent le locus renfermant le gène c originaire de L. perenne, tandis que ce même locus chez 16F 4 est occupé par le gène C provenant de F. pratensis.

On peut rapprocher ce mode de raisonnement de celui de J. REBISCHUNG (1951), précisant le déterminisme génétique du caractère "feuille pliée dans la gaine" et "feuille enroulée" dans le genre Lolium, où interviennent également trois couples d'allèles appartenant à trois loci différents.

- Type inflorescentiel :

Ce caractère est sous la dépendance de trois couples d'allèles :

- un couple d'allèles Ee, inducteur du caractère. Le locus de ce couple se trouve sur les chromosomes E_L cs et E_F.

- un couple d'allèles Gg, inhibiteur du caractère dont le gène dominant G réprime l'action de E en présence de l'homozygote récessif aa d'un toisième couple d'allèles.

-ce dernier couple d'allèles Aa, est modérateur du caractère, le gène dominant A, atténuant l'effet du gène E en l'absence de G.

Ces deux derniers couples d'allèles ont leur loci situés respectivement sur les chromosomes G_L, G_F et A_L, A_F.

Les génotypes des espèces parentales et l'hybride F_1 correspondent à :

F. pratensis	EE aa gg	panicules
L. perenne	ee AA GG	épis
Hybride F_1	Ee Aa Gg	panicules

Les génotypes des individus de la R_1 sont :

pour la R_1L	e- A- G-	ee A- G-	épis
		eE A- G-	panicules (non ob.)
pour la R_1F	E- a- g-	Ee aa gG	épis (16F 4)
		Ee aA gg	phénotype interméd.(16F 13)
		Ee a- gG	panicules. (16F 16)

Les chromosomes recombinés résultant d'interchanges E_L cs × E_F, apportés aux stocks chromosomiques 16L 6 et 16L 9 par les gamètes F_1, sont porteurs des loci renfermant le gène e provenant de L. perenne. En outre,

les chromosomes recombinés issus d'interchanges $A_L \times A_F$ chez 16F 4 et $G_L \times G_F$ chez 16F 13 portent respectivement les loci possédant les gènes a et g originaire de F. pratensis, tandis que ce dernier interchange donne naissance, chez 16F 16, à un chromosome recombiné porteur du locus du gène G de L. perenne.

Le mode de transmission de ce caractère inflorescentiel est assimilable à celui du caractère "présence ou absence d'oreillettes" qu'a établi J. REBISCHUNG (1951) sur la base de trois couples d'allèles portés par trois loci différents dans le genre Lolium.

2 - CARACTERES QUANTITATIFS

- Densité d'épillets :

Ce caractère est gouverné par un couple de gènes Cc, dont le locus est porté par les chromosomes cs C_L et cs B_F.

Les deux espèces parentales et l'hybride F_1 ont les formules génotypiques suivantes :

F. pratensis	cc	pour d = 1,83
L. perenne	CC	pour d = 1,24
Hybride F_1	Cc	pour d = 1,26

Les génotypes des individus de la R_1 correspondent :

po pour la R_1L	C-	CC	1,24 (phénotype L. perenne)
		Cc	1,24 " " "
pour la R_1F	c-	cC	1,24 " " "
		cc	1,80 (16F 10) phén. F. pratensis

Les chromosomes recombinés issus d'interchanges cs $C_L \times$ cs B_F appartenant aux gamètes F_1 présents chez 16F 4, 16F 8 et 16F 13, portent le locus de l'allèle C originaire de L. perenne.

Nous rapprochons ce type de déterminisme génétique de ceux établis

par plusieurs auteurs, notamment J.F. JOYNER et F.D. WILSON (1964) pour la transmission des caractères de couleur du rhizome, des apex et des bords foliaires chez l'hybride interspécifique de Sansevieria.

- Rapport F/Gl :

Ce caractère est sous la dépendance d'un couple de gènes Ee, dont le locus se trouve sur les chromosomes E_L cs et E_F.

Le locus renfermant l'allèle dominant E est dédoublé chez F. pratensis à la suite d'une duplication et,de ce fait, son effet additif est doublement manifesté.

Les parents initiaux possèdent les génotypes suivants :

F. pratensis	EE EE	pour R = 1,67
L. perenne	ee	pour R = 0,60

L'hybride F_1 présente le génotype :

Ee E pour R = 0,82

soit la moitié de la valeur du caractère manifesté chez F. pratensis.

Les individus de la R_1 ont pour génotypes :

pour la R_1L e- { ee R = 0,60 (phén. L. perenne) ; eE E R = 0,82 (phén. de F_1)

pour la R_1F E- E { Ee E R = 0,82 (phén. de F_1) ; EE EE R = 1,67 (phén. F. pratensis) non observé.

Les chromosomes recombinés résultant d'interchanges E_L cs × E_F, apportés aux stocks chromosomiques des plantes 16L 6, 16L 9, 16F 4 et 16 16 par les gamètes F_1, sont porteurs de l'allèle e originaire de L. perenne.

Ce type de déterminisme génétique à effet additif des gènes rejoint ceux proposés par nombreux auteurs, notamment R.L. COOPER et F.C. ELLIOTT (1965) sur le mode de transmission des pigments des fleurs chez Alfalfa.

- Rapport G/Gl

Ce rapport est controlé, comme celui de F/Gl, par un couple d'allèles Ee, dont le locus est situé sur les chromosomes E_L cs et E_F.

Le mode d'action des gènes étant analogue celui du cas précédent, nous donnerons seulement les formules génotypiques correspondant aux parents initiaux, à l'hybride F_1 et aux individus de la R_1, ainsi que les valeurs correspondants du rapport G/Gl :

F. pratensis	EE EE	R = 43,57	
L. perenne	ee	R = 15,08	
Hybride F_1	Ee E	R = 24,26 (1/2 valeur de F. pratensis).	
pour la R_1L	e-	ee	R = 15,08 (pheen. L. perenne)
		eE E	R = 24,26 (phén. de F_1) non ob.
pour la R_1F	E- E	Ee E	R = 24,26 (phén. de F_1)
		EE EE	R = 43,57 (phén. F. pratensis) non ob.

3 - DISCUSSION

Parmi les caractères analysés, le type F. pratensis est, dans la plupart des cas, dominant sur celui de L. perenne. Ainsi, pour les sept caractères qualitatifs considérés, on voit apparaître chez l'hybride F_1 les phénotypes F. pratensis quatre fois, intermédiaire deux fois, L. peperenne une fois. Quant aux trois caractères quantitatifs le phénotype de F. pratensis se rencontre deux fois et celui de L. perenne une fois.

Dans la série de la R_1, les plantes appartenant à la R_1L apparaîssent plus homogènes que celles de la R_1F.

Pour l'ensemble des caractères examinés, les individus de la R_1L manifestent une nette ressemblance avec le parent récurrent L. perenne. Toutefois le rapprt Glume/Fleurs fait exception à cette règle, puisque la plante 16L 19 présente le type F. pratensis et le reste des plantes de la R_1L le type intermédiaire.

Les plantes de la R_1F ressemblent, en général, au parent récurrent F. pratensis. La seule exception à cette constatation correspond au cas du caractère quantitatif densité des épillets où le type du parent initial L. perenne est observé. Notons toutefois que la plante 16F 4 manifeste, en ce qui concerne les caractères qualitatifs, le type L. perenne pour les inflorescences, et le type intermédiaire pour pédonculation et aristation des épillets. De plus, on enregistre l'apparition du type intermédiaire chez 16F 13 pour les inflorescences et chez 16F 16 pour l'aristation. Par ailleurs, dans la catégorie des caractères quantitatifs, 16F 10 présente, contrairement au reste des plantes de sa classe, le type du parent récurrent F. pratensis pour la densité des épillets.

On découvre ainsi, quelques indices de la pénétration des caractères du type L. perenne dans la catégorie des plantes de la R_1F et inversement, de la pénétration du type F. pratensis dans les plantes de la R_1L. On peut se faire une idée de l'importance de la barrière génétique qu'oppose la pression sélective à la réalisation d'introgression.

Sous un angle différent on trouve, pour les caractères qualitatifs des hérédités monofactorielle, bifactorielle et trifactorielle avec ou sans effet de dominance. Cependant, dans la transmission polyfactorielle, il y a manifestation des effets d'épistasie de manière plus ou moins analogue.

Par ailleurs, nous avons constaté l'effet additif de l'allèle dominant d'un locus doublé à la suite d'une duplication du segment chromosomique correspondant, dans le cas de certains caractères quantitatifs.

Compte tenu de l'intensité de la pression sélective gamétophytique et sporophytique, dont le mécanisme a été exposé au chapitre précédent, l'étude des combinaisons chromosomiques viables aux niveaux des gamètes et des sporophytes faite parallèlement à celle des caractères qualitatifs et quantitatifs des plantes analysées, révèle l'existence de quatre groupes de linkage. Ces derniers concernent quatre des cinq chromosomes des génomes haploïdes des deux espèces parentales.

Le groupe de linkage des chromosomes B_L cs - C_F n'intervient pas pour les dix caractères qualitatifs et quantitatifs examinés dans la présente publication.

Il est vraisemblable que les deux chromosomes semblables de mêmes symboles, E et F, correspondant au reste des génomes précités sont responsables des deux autres groupes de linkage desquels dérivent les facteurs communs rapprochant intimement les deux espèces.

On remarque, en outre, à l'examen du tableau n° 18 que :

- les caractères qualitatifs, présence ou absence d'aristation, et quantitatifs, densité des épillets, font partie du même groupe de linkage corespondant aux chromosomes cs C_L - cs B_F.

- les caractères qualitatifs, présence ou absence de glume inférieure, déhiscence ou indéhiscence staminale, et quantitatifs, les rapports F/Gl et G/Gl se trouvent dans le même groupe de linkage représenté par les chromosomes E_L cs - E_F.

- les caractères qualitatifs, forme de section du rachis, Glume/Fleurs, font partie du même groupe de linkage relatif aux chromosomes G_L - G_F.

- les caractères qualitatifs correspondant à la pédonculation et au type inflorescentiel dépendent chacun de trois groupes de linkage, dont deux communs.

TABLEAU n° 18

illustrant les groupes de linkage.

CATEGORIES	n°	CARACTERES	$A_L - A_F$	$C_L - B_F$	$E_L - E_F$	$G_L - G_F$
CARACTERES QUALITATIFS	1	Glume infér.			$E_L - E_F$	
	2	Déhis. stam.			$E_L - E_F$	
	3	Arist. d. épil.		$C_L - B_F$		
	4	Forme de section du rachis		$C_L - B_F$		$G_L - G_F$
	5	Glume/Fleurs		$C_L - B_F$		$G_L - G_F$
	6	Pédonculation	$A_L - A_F$	$C_L - B_F$		$G_L - G_F$
	7	types infloresc.	$A_L - A_F$		$E_L - E_F$	$G_L - G_F$
CARACTERES QUANTITATIFS	1	Densité d. épil.		$C_L - B_F$		
	2	F/G_1			$E_L - E_F$	
	3	G/G_1			$E_L - E_F$	

VI - RELATIONS PROBABLES ENTRE LES GENOMES DE L. PERENNE ET DE F. PRATENSIS

Les deux espèces L. perenne et F. pratensis présentent beaucoup de ressemblances. Elles ont été mises en évidence grâce aux travaux de plusieurs auteurs étudiant leurs différents caractères : morphologiques et structuraux (G.L. STEBBINS, 1956), chimiques (A. de CUGNAC et H. BELVAL 1941, M. Mc LEOD et H. CURQUODALE 1958), épidermiques (I. DAVIES, 1959).

Nous avons pu déterminer, en étudiant la morphologie des garnitures chromosomiques des combinaisons gamétophytiques viables issues de l'hybride F_1, les chromosomes homéologues des deux espèces. Il a été établi, également, que cinq des sept chromosomes des génomes des deux espèces sont dissemblables, les deux autres, D et F, étant parfaitement identiques.

La séparation de L. perenne et de F. pratensis, dans des tribus différentes (HORDEES et FESTUCEES) relevant de la sous-famille des FESTUCOIDEES par H. PRAT (1960), paraît surprenante. Au contraire, en raison de la ressemblance morphologique et caryologique extrêmement profonde de ces deux espèces d'une part, et de leur aptitude à se croiser d'autre part, il est permis de leur supposer des affinités étroites.

F. pratensis aux panicules pourrait être considéré comme plus primitif que L. perenne aux inflorescences contractées.

Sur le plan d'évolution des caryotypes, il faut considérer L. perenne comme étant une espèce plus primitive que F. pratensis. Le génome de L. perenne possède trois chromosomes à constriction secondaire, tandis que celui de F. pratensis n'en a qu'un seul. Or, on admet, d'une façon très générale, que la spécialisation caryologique des espèces se fait dans le sens de l'élimination des constrictions secondaires et, de ce fait, celles-ci seraient plus nombreuses chez les espèces primitives (C.R. BURNHAM, 1964).

La dissemblance morphologique des cinq chromosomes homéologues différenciables des deux espèces, ne peut être que le résultat des remaniements qu'ils auraient subis. L'ensemble des redistributions du matériel chromosomique, à la suite de délétions, inversions, translocations et duplications, constitue essentiellement le facteur unique de spécialisation des caryotypes. De tels remaniements sont susceptibles d'apporter des modifications quantitatives : les uns ayant pour effet le gain (duplication), les autres la

perte (délétion) de matériel chromosomique. Il s'agit, dans un cas comme dans l'autre, d'une mutation structurale, si un remaniement intéresse plus d'un locus; pour un seul locus il ya mutation factorielle ce qui paraît peu probable. En outre, des redistributions du matériel chromosomique à la suite de translocations et inversions, peuvent être vraisemblablement la cause de diminution ou d'augmentation de l'effet de position d'un ou de plusieurs gènes (T. DOBZHANSKY 1932, H.B. GLASS 1933, C.B. BRIDGES 1923 et D.G. CATCHESIDE 1939, 1947).

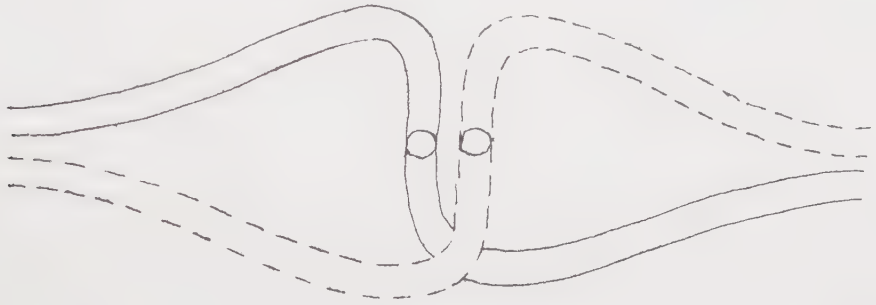
S. ESSAD (1962), trouvant $\bar{\theta}_L$ inférieur à $\bar{\theta}_F$, pense que cette différence serait due à un raccourcissement relatif des chromosomes de L. perenne.

D'après nos résultats, les $\bar{\theta}$ des deux espèces sont équivalents au seuil de sécurité de 95%. Ceci permet de concevoir que la modification quantitative produite à la suite des remaniements chromosomiques a été peu sensible, ou que la perte du matériel chromosomique a été compensée par un gain.

L'élément le plus frappant de la différenciation des génomes des deux espèces est l'existance, chez L. perenne, des deux chromosomes porteurs de constrictions secondaires, B_L cs et E_L cs, dont les homéologues, C_F et E_F, en sont dépourvus. L'élimination de celle-ci pourrait être attribuée, dans le cadre des remaniements subis par les chromosomes, à des inversions péricentriques affectant des segments chromosomiques renfermant le centromère. De pareils évènements s'accompagneraient de suppression des constrictions secondaires suivie de perte du matériel chromosomique; la taille chromosomique et le rapport C/L seraient modifiés. Cette idée s'intègre parfaitement dans le cadre des observations cytologiques de H. WINKLER (1938) relatives à la mise en évidence d'hétérozygotie chez l'hybride L. perenne × F. pratensis pour une inversion, et de celles de T.J. JENKIN et P.T. THOMAS (1938) concernant l'èxistance d'un pont d'inversion formé par un chromosome à constriction secondaire chez des descendants du croisement en retour par L. perenne, et de l'hypothèse émise par S. ESSAD (1962) pour expliquer la différenciation morphologique des garnitures chromosomiques des deux espèces.

Il est vrai, dans le cas précis de ce matériel, que le volume relativement réduit des espèces parentales et des individus appartenant à la première et à la deuxième génération de l'hybride, ne permet pas une étude détaillée du stade pachytène. Néanmoins, on peut penser aussi à des con-

figurations susceptibles d'être formées par des inversions péricentriques, difficilement déterminables à cause de leurs différences avec les types classiquement connus (boucles d'inversion). Le schéma ci-dessous, présentant une telle configuration, proposée par C.R. BURNHAM (1964) peut être confondue, en effet, avec un type simple de bivalents intimement appariés.



Afin de dégager davantage d'informations sur les modalités des remaniements responsables de la différenciation des cinq chromosomes homéologues morphologiquement dissemblables des deux génomes, nous avons tenté d'analyser les chromosomes recombinés présents dans les stocks chromosomiques des gamètes issus de l'hybride F_1. La longueur des bras longs, médians et courts de ces chromosomes est consignée au tableau n° 19 en regard de celle relative aux chromosomes parentaux dont ils descendent. Signalons qu'il s'agit des valeurs pondérées à partir des coefficients de correction établis entre $\bar{\theta}$ des chromosomes appartenant aux gamètes mâles relatifs aux parents récurrents, présents dans les stocks chromosomiques des individus de la R_1, et $\bar{\theta}_L$ ou θ_F, suivant le sens du croisement en retour. Dans le cas de 16L 2, ce coefficient a été déterminé par un rapport de la longueur totale moyenne de six paires de chromosomes de L. perenne décelés dans sa garniture chromosomique à $\bar{\theta}_L$.

L'examen comparatif de la taille des éléments des chromosomes parentaux avec celle des chromosomes recombinés résultant respectivement de leurs interchanges, montre que la quasi totalité de ces derniers présente des valeurs supérieurs ou égales à la longueur minimale des premiers. Il est possible d'expliquer ce fait, d'une façon générale, par la non viabilité des produits d'interchanges chromosomiques par déficience (C.R. BURNHAM, 1964).

En ce qui concerne les chromosomes recombinés porteurs des constrictions secondaires, leur bras médian présente la même longueur que celui correspondant aux chromosomes parentaux dont ils proviennent. (tableau n° 19).

TABLEAU N° 19

Longueur des bras chromosomiques des cinq chromosomes différenciables et des chromosomes recombinés issus de F_1.(en microns)

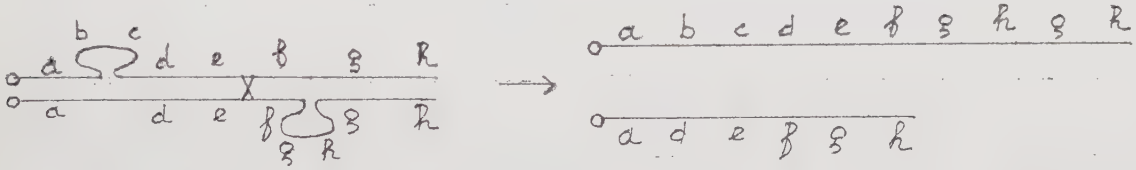
Parents initiaux	A_L		B_L cs			cs C_L			E_L cs			G_L	
L. perenne	L	C	L	M	C	L	M	C	L	M	C	L	C
	3,12	2,84	2,52	+0,68	2,06	2,70	0,68	+1,82	2,09	+0,65	1,68	2,35	1,34
	A_F		cs B_F			C_F			E_F			G_F	
F. pratensis	L	C	L	M	C	L		C	L		C	L	C
	3,26	2,73	2,98	0,68	+1,73	3,09		2,08	2,64		1,73	2,71	1,36

	Chrom. recomb. / Plantes	$A_L \times A_F$		B_L cs $\times$ C_F			cs $C_L \times$ cs B_F			E_L cs $\times$ E_F			$G_L \times G_F$	
		L	C	L	M	C	L	M	C	L	M	C	L	C
R_1L	16L 1	-	-	-		-	2,40	0,70	+1,65	-	-	-	-	-
	16L 2	-	-	-		-	2,65	0,70	+1,80	-	-	-	-	-
	16L 6	-	-	2,75	+0,70	2,45	2,60	0,65	+1,60	2,45	+0,60	1,85	-	-
	16L 9	3,05	2,95	-	-	-	2,80	0,70	+1,70	2,45	+0,70	1,75	-	-
	16L 19	3,45	2,75	-	-	-	2,30	0,65	+1,85	-	-	-	-	-
R_1F	16F 4	3,40	3,05	3,05	-	2,30	2,45	0,70	+1,65	2,30	+0,70	2,05	-	-
	16F 8	-	-	-	-	-	3,10	-	2,45	-	-	-	2,20	1,45
	16F 10	-	-	2,30	+0,70	1,90	-	-	-	-	-	-	2,30	1,55
	16F 13	-	-	-	-	-	3,30	-	2,50	-	-	-	2,80	1,50
	16F 16	2,85	2,70	3,50	-	2,55	-	-	-	1,95	+0,60	1,55	2,40	1,40
	16F 18	-	-	-	-	-	3,20	0,75	+1,75	2,60	-	1,95	-	-

L = bras long
M = bras médian
C = bras court

Les interchanges intéressant la partie médiane des chromosomes passent donc inaperçus à cause même de l'homologie existant dans cette zone chromosomique. D'autre part, les auteurs (F.H. PETO, 1933 et S. ESSAD, 1962) ayant étudié la méiose mâle de l'hybride F_1, s'accordent à attribuer aux chiasmas observables une position subterminale. Ainsi, il est logique de conclure que les interchanges se produisent aux extrêmités des chromosomes appariés où ils sont précisément hétérologues du fait de la présence de segments différentiels.

La discussion préalable et les points de vue des auteurs précités autorisent une tentative d'explication afin d'élucider la formation de ces segments différentiels. Il s'agirait de remaniements par délétion intercalaire, inversion paracentique, translocation et duplication, affectuant les parties terminales chromosomiques. Celles-ci, n'étant pas d'une longueur suffisante pour empêcher l'appariement chromosomique ou la formation de configurations cytologiquement repérables, ne participent pas à cette association, mais laissent les éléments homologues s'apparier. Le résultat d'un tel appariement s'accompagnant d'interchanges chromosomiques est la formation de chromosomes recombinés par délétion ou duplication se traduisant soit par un accroissement, soit par une réduction de la taille des chromosomes appariés comme l'illustre le schéma ci-après.



Les chromosomes recombinés accusant une déficience, ont des chances très réduites de viabilité si leur perte en matériel chromosomique est importante.

Nous avons signalé au chapitre précédent, à l'occasion de l'étude des caractères quantitatifs, l'existance d'un segment dupliqué porté par le chromosome G_F. Compte tenu des informations fournies par le tableau n° 19, ce segment dupliqué serait situé sur le bras long de ce chromosome.

Le tableau n° 20 résume l'ensemble des processus évolutifs susceptibles d'être responsables de la différenciation des caryotypes des deux espèces L. perenne et F. pratensis.

TABLEAU N° 20

Processus évolutifs probables responsables de différenciation morphologique des caryotypes des deux espèces :
L.perenne et F.pratensis

Chromosomes à constrictions secondaires

Av.reman.	Nature des remaniements subis			Ap.remn.
L		M	C	
cs C_L	délét. interc. + transl. inter. ou dupl.	intact	délét. interc. + transl. inter. ou dupl.	cs B_F
B_L cs	inversion péricentrique +suppression de cs	L: délét.interc. + transl.inter. ou duol.	C: délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	C_F
E_L cs	inversion péricentrique + suppression de cs	délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	E_F

Chromosomes dépourvus de constrictions secondaires

L		C	
A_L	délét.int.+ transl.inter. ou dupl.	délét.int.+ transl.interne ou dupl.	A_F
D_L	intact	intact	D_F
F_L	intact	intact	F_F
G_L	délét.interc. + dupl.	délét.interc. + transl.interc.	G_F

VII - CONCLUSIONS

La morphologie des chromosomes peut être considérée, dans le cas présent, comme un excellent caractère taxinomique. En effet, l'emploi rationnel de la technique d'écrasement, la réalisation de relevés chromosomiques sur des microphotographies, l'utilisation des paramètres T, C/L et T/θ permettent d'identifier et d'individualiser chacun des chromosomes des génomes de L. perenne et de F. pratensis :

L. perenne : $A^{m} + B^{sm}$ cs + cs $C^{m} + D^{m} + E^{sm}$ cs + $F^{sm} + G^{sm}$.

F. pratensis : A^{m} + cs $B^{m} + C^{sm} + D^{m} + E^{sm} + F^{sm} + G^{sm}$.

(m, sm : constrictions primaires médianes ou submédianes,
cs X : constriction secondaire sur bras court,
X cs : constriction secondaire sur bras long).

Les valeurs de $\bar{\theta}$ sont équivalentes chez les deux espèces et il y a identité respective des chromosomes D et F.

L'analyse statistique de ces paramètres, montre que T n'est utilisable qu'à l'intérieur des cellules pour la détermination des chromosomes appartenant à une paire homologue, tandis que C/L et T/θ représentent des critères de discrimination chromosomique inter et intracellulaires. Le premier rapport indique, pour chaque chromosome la position centromérique alors que le deuxième exprime la valeur de sa longueur totale rapportée à la longueur totale moyenne du stock chromosomique.

Il est donc possible de connaître un caryotype à partir d'une seule cellule. Au contraire, l'établissement du caryogramme d'une espèce, basé sur des dimensions chromosomiques réelles, implique l'analyse d'un nombre suffisemment élevé de plaques métaphasiques.

En raison de l'identité structurale de tous les chromosomes, les paramètres C/L et T/θ devraient, à priori, pouvoir être utilisés pour d'autres genres et espèces comme ils l'ont été pour L. perenne et F. pratensis. L'application des techniques proposées, à des genres et des espèces éloignés d'une part, et à toutes les espèces du genre Lolium d'autre part, devrait permettre d'abord, de vérifier cette hypothèse et, ensuite de rechercher le degré de parenté ainsi que les modalités des processus évolutifs abou-

TABLEAU N° 20

Processus évolutifs probables responsables de différenciation morphologique des caryotypes des deux espèces :
L.perenne et F.pratensis

Chromosomes à constrictions secondaires

Av.reman.	Nature des remaniements subis			Ap.remn.
L		M	C	
cs C_L	délét. interc. + transl. inter. ou dupl.	intact	délét. interc. + transl. inter. ou dupl.	cs B_F
E_L cs	inversion péricentrique +suppression de cs	L: délét.interc. + transl.inter. ou duol.	C: délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	C_F
E_L cs	inversion péricentrique + suppression de cs	délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	délét.interc. + transl.inter. ou dupl.	E_F

Chromosomes dépourvus de constrictions secondaires

L		C	
A_L	délét.int.+ transl.inter. ou dupl.	délét.int.+ transl.interne ou dupl.	A_F
D_L	intact	intact	D_F
F_L	intact	intact	F_F
G_L	délét.interc. + dupl.	délét.interc. + transl.interc.	G_F

VII - CONCLUSIONS

La morphologie des chromosomes peut être considérée, dans le cas présent, comme un excellent caractère taxinomique. En effet, l'emploi rationnel de la technique d'écrasement, la réalisation de relevés chromosomiques sur des microphotographies, l'utilisation des paramètres T, C/L et T/θ permettent d'identifier et d'individualiser chacun des chromosomes des génomes de L. perenne et de F. pratensis :

L. perenne : $A^{m} + B^{sm}$ cs + cs $C^{m} + D^{m} + E^{sm}$ cs + $F^{sm} + G^{sm}$.

F. pratensis : A^{m} + cs $B^{m} + C^{sm} + D^{m} + E^{sm} + F^{sm} + G^{sm}$.

(m, sm : constrictions primaires médianes ou submédianes,
cs X : constriction secondaire sur bras court,
X cs : constriction secondaire sur bras long).

Les valeurs de $\bar{\theta}$ sont équivalentes chez les deux espèces et il y a identité respective des chromosomes D et F.

L'analyse statistique de ces paramètres, montre que T n'est utilisable qu'à l'intérieur des cellules pour la détermination des chromosomes appartenant à une paire homologue, tandis que C/L et T/θ représentent des critères de discrimination chromosomique inter et intracellulaires. Le premier rapport indique, pour chaque chromosome la position centromérique alors que le deuxième exprime la valeur de sa longueur totale rapportée à la longueur totale moyenne du stock chromosomique.

Il est donc possible de connaître un caryotype à partir d'une seule cellule. Au contraire, l'établissement du caryogramme d'une espèce, basé sur des dimensions chromosomiques réelles, implique l'analyse d'un nombre suffisemment élevé de plaques métaphasiques.

En raison de l'identité structurale de tous les chromosomes, les paramètres C/L et T/θ devraient, *à priori*, pouvoir être utilisés pour d'autres genres et espèces comme ils l'ont été pour L. perenne et F. pratensis. L'application des techniques proposées, à des genres et des espèces éloignés d'une part, et à toutes les espèces du genre Lolium d'autre part, devrait permettre d'abord, de vérifier cette hypothèse et, ensuite de rechercher le degré de parenté ainsi que les modalités des processus évolutifs abou-

tissant à la différenciation morphologique des caryotypes de Lolium.

Les chromosomes parentaux s'apparient d'une façon spécifique chez l'hybride F_1. Cette association se réalise entre chromosomes homéologues. L'existance d'homologie chromosomique, entre les deux espèces parentales, devient une certitude acquise sinon pour tous les chromosomes des deux génomes, du moins pour les deux chromosomes identiques, D et F, et trois chromosomes parmi les cinq dissemblables (B_L cs × C_F, cs C_L × cs B_F et E_L cs × E_F).

L'interchange des chromosomes homéologues appariés, paraît évident, et il pourrait se réaliser dans les régions distales.

Les combinaisons chromosomiques des gamètes viables fournis par l'hybride F_1 diffèrent suivant les catégories des plantes R_1: R_1L, R_1F et 16L 2. La contribution des chromosomes recombinés reste très inférieure à celle des chromosomes parentaux, quelle que soit la catégorie envisagée. Cependant, si l'on considère le lot des chromosomes parentaux, la part prise par L. perenne apparaît nettement supérieure à celle de F. pratensis. Toutefois, cette supériorité n'a pas la même valeur dans les diverses catégories; elle est forte dans le cas de 16L 2, faible dans celui de la R_1L, tandis que la R_1F se trouve en position intermédiaire.

Il paraît possible d'expliquer cet ensemble de faits par l'existance des phénomènes sélectifs, s'excerçant aux niveaux gamétophytiques et sporophytiques, et réalisant un double filtrage pour les gamètes issus de l'hybride F_1, d'abord dans le sens des chromosomes parentaux, et, ensuite dans celui des chromosomes de L. perenne.

Quant à la suprématie des chromosomes de L. perenne, dans le lot des chromosomes parentaux, cette situation pourrait être créée par la mise en oeuvre d'un phénomène relatif au dosage chromosomique.

L'étude du déterminisme génétique des caractères morphologiques des plantes analysées, a permis de mettre en évidence l'existence de quatre groupes de linkage, dans les deux espèces, relevant des chromosomes A_L - A_F, cs C_L - cs B_F, E_L cs - E_F et G_L - G_F, parmi les cinq différenciables.

La présence de chromosomes recombinés chez les gamètes de l'hybride F_1 d'une part, la manifestation simultanée de caractères des deux espèces parentales chez les plantes issues du croisement en retour, d'autre part, prouvent la réalisation d'une introgression, certes faible, mais plus

ou moins fixable selon les catégories des descendants étudiés.

Ces constatations se traduisent, sur le plan pratique, par la présence de plantes R_1L, résistantes à la sécheresse et à Puccinia (caractères de F. pratensis).

La différenciation morphologique des deux génomes au niveau des cinq chromosomes dissemblables, pourrait résulter de remaniements chromosomiques (délétion, inversion, translocation et duplication), dont on connaît le rôle efficace dans la réalisation de la spécialisation évolutive des caryotypes (G.L. STEBBINS, 1956).

Nous avons montré l'existance d'une duplication sur le bras long du chromosome G_F. Quant à l'absence de deux constructions secondaires sur les chromosomes C et E de F. pratensis, il est vraisemblable que deux inversions péricentriques sont responsables de leur disparition.

D'autres remaniements (délétion intercalaire, translocation interne et duplication) en affectant les bras longs ou courts des cinq chromosomes dissemblables, ont mis en place des segments différentiels vers les extrémités des chromosomes homéologues.

Une évolution semble s'être réalisée au sein même du genre Lolium, dans lequel on assiste à une progression vers le mode de vie annuelle. En effet, l'évolution ayant pour point de départ L. perenne L. conduit, par l'intermédiaire de L. italicum Braun. et L. multiflorum Lamk., à L. rigidum Gaud. dont le caryotype présente une nouvelle différenciation. Enfin, le dernier degré est atteint avec L. remotum Schr. et L. temulentum L., qui présentent un mode de reproduction autogame et une adaptation complète de plantes adventives (S. ESSAD, 1954).

Ce point de vue demande une confirmation qui pourrait être apportée par une étude caryologique approfondie. Une telle étude menée de front avec une analyse des caractères morphologiques des espèces du genre Lolium susceptibles de s'hybrider, devrait permettre d'élucider les modalités des processus évolutifs mis en oeuvre et, par conséquent, le degré de parenté unissant ces espèces.

o-o-o-o-o-o-o-o- 0 -o-o-o-o-o-o-o-o

RESUME

Des études cytogénétiques et statistiques ont permis d'individualiser tous les chromosomes des deux espèces L. perenne L. et F. pratensis Huds. Il a été démontré que les paramètres T (L + M + C), C/L et T/θ (θ = valeur moyenne de la longueur totale des 14 chromosomes), à l'intérieur d'une cellule, permettent de distinguer les chromosomes appartenant à une paire homologue. Quant aux paramètres C/L et T/θ, ils sont d'excellents critères intercellulaires.

La relation entre chromosomes homéologues des deux parents a été précisée. Les interchanges chromosomiques au niveau des segments hétérologues se sont révélés possibles et, de ce fait, l'introgression apparaît réalisable entre deux espèces.

L'étude des combinaisons chromosomiques des gamètes viables issus de l'hybride F_1, autorise une tentative d'explication concernant la disparition sélective, chez les descendants issus de rétrocroisements, des gènes originaires de F. pratensis Huds. Il s'agirait d'une sélection gamétophytique s'exerçant dans le sens des chromosomes parentaux et à l'avantage de ceux de L. perenne L. Une sélection sporophytique accentuerait encore la part prise par les chromosomes de cette espèce.

Les mécanismes génétiques concernant la transmission de dix caractères morphologiques ont été considérés.

SUMMARY

Cytogenetic and statistic studies have permitted the individualization of all chromosomes of both species L. perenne L. and F. pratensis Huds. It has been proved that the parameters T (L + M + C), C/L and T/θ (θ = medium value of 14 chromosomes total length), within a cell, help to distinguish the chromosomes which belong to a homologous pair. As for the parameters C/L and T/θ, they are excellent intercellular criteriums.

The relation between the homeologous chromosomes of both parents has been determinated. The possibility of interchanges at the heterologous segments level has been shown, and therby the introgression seems to be realizable between two species.

The study of chromosomic combinations with viable gametes born of hybrid F_1, authorizes a tentative explanation concerning the selective disappearence of genes originating from F. pratensis Huds. with the progenies born of back-crossings. It would entail a gametophytic selection operating on the parental chromosomes and to the advantage of the L. perenne L. ones. On the other hand a sporophytic selection would accentuate the part played by the chromosomes of this species.

The genetical mechanisms concerning the transmission of ten morphological characters have been considered.

ZUSAMMENFASSUNG

Zytogenetische und statistische Studien erlaubten es, alle Chromosomen der beiden Spezies, L. perenne L. und F. pratensis Huds., zu individualisieren. Es wurde bewiesen, dass mit den Parametern T (L + M + C), C/L und T/θ (θ = mittlerer Wert der Gesamtlänge der 14 Chromosomen), im Innern einer Zelle, die Chromosomen unterschieden werden können, die zu einem homologen Paar gehören. Was die Parameter C/L und T/θ anbetrifft, so sind sie ausgezeichnete interzellulare Kriterien.

Die Beziehung zwischen homeologen Chromosomen der beiden Eltern wurde bestimmt. Ein Chromosomenaustausch auf der Höhe der heterologen Segmente erscheint möglich, und dadurch könnte die Introgression der beiden Spezies verwirklicht werden.

Das Studium der Chromosomen-Kombinationen der lebensfähigen Gameten, die aus dem Hybrid F_1 hervorgehen, lässt einen Erklärungsversuch für das selective Verschwinden der Gene zu, die von F. pratensis Huds. abstammen, bei den Nachkommen, die aus den Retrokreuzungen hervorgehen. Es würde sich um eine gametophytische Auswahl handeln, die in Richtung der elterlichen Chromosomen auswirkt und zum Vorteil derer von L. perenne L. Eine sporophytische Auswahl würde noch den Anteil verstärken, den die Chromosomen dieser Art inne haben.

Die genetischen Mechanismen, die die Übertragung von zehn morphologischen Charakteren betreffen, wurden eingehend betrachtet.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BAJER, A., 1959. Change of length and volume of mitotic chromosomes in living cells. Hereditas, 45 : 579 - 596.

BERGMAN, B., 1941. Studies on the embryo sac mother cell and its development in Hieracium Subg. Archieracium Sv. Bot. Tidskr. 35 : 1 - 42.

BRIDGES, C.B., 1925. The origin of variations in sexual and sex-limited characters. Amer. Nat., 56 : 51 - 63.

BULASEVIC, N.E., 1938. Hybrids of Festuca pratensis Huds. and Lolium perenne L. Selecktisifia i Semeno vodstvo 7 : 27 - 29.

BURNHAM, C.R., 1964. Discussion in cytogenetics. Burgess publishing company Minnesota. University of Minnesota.

CATCHESIDE, D.G., 1939. A position effect in Oenothera. Jour. Genetics 38 : 345 - 352.

CATCHESIDE, D.G., 1947. The P locus position effect in Oenothera. Jour. Genetics 4 : 68 - 113.

COOPER, R.L. and ELLIOTT, F.C., 1965. Inheritance of flower pigments and their relationship to flower color inheritance. Crop. Sci. U.S.A. 5 : 63 - 9.

CORKHILL, L., 1932. Inheritance of fluorescence in ryegrass. Nature, 130 : 134.

CROWDER, L.W., 1952. Morphological and cytological studies of Festuca : interspecific progenis of Festuca and Lolium Cornell. Univ. Thesis. feb.

CUGNAC, A. (de) et BEIVAL, H., 1941. Recherches phylétiques sur le genre Bromus. IX. Glucides et affinités des Bromes et des Fétuques. Bull. Soc. Bot. France, 88 : 402 - 410.

DARLINGTON, C.D., 1937. Recent advances in cytology 2 nd ed - London.

DARLINGTON, C.D., 1941. Polyploidy crossing-over and heterochromatin in Paris. Ann. Bot., n.s., 5 : 203 - 216.

DAVIES, I., 1959. The use of epidermal characteristics for the identification of grasses in the leafy stage. J. Brit. Grassl. Soc., 14 : 7 - 16.

DEMARLY, Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes : Thèse présentée à la Fac. des Sci. de Paris.

DOBZHANSKY, T., 1932. Cytological map of X - chromosome of Drosophila melanogaster. Biol. Zentralbl. 52 : 493 - 509.

ESSAD, S., 1954. Contribution à la systématique du genre Lolium Ann. Amélior. des Plantes 4 : 325 - 351.

ESSAD, S., 1962. Etude génétique et cytogénétique des espèces Lolium perenne L., Festuca pratensis Huds. et leur hybrides. Thèse présentée à la Fac. des Sci. d'Orsay.

FAWORSKY, N., 1927. Vergleichende Karyologische Untersuchung einiger Arten von Lolium. Planta 3 : 282 - 291.

FORDE, M.B., 1964. Inheritance of turpentine composition in Pinus attennata X radiata hybrids. New. Zeal. J. Bot. 2 : 1, 53 - 59.

GATES, R.R., 1942. Nucleoli and related nuclear structures. Bot. Rew. 8 : 337 - 409.

GENTNER, G., 1929. Uber die Verwendbarkeit von ultravioletten Strahlen bei der Samenprüfung. Prakt. Blatt. Pflanzenb. Pflanzenseh., 6 : 166 - 172.

GLASS, H.B., 1933. A study of dominant mosaic eye-colour mutant in Drosophila melanogaster. II. Test involving crossing-over and non - disjonction. Jour. Genetics 28 : 69 - 112.

GOPINATH, D.M., and BURNHAM, C.R., 1956. A cytogenetic study in Maize of deficiency duplication produced by crossing interchanges involving the same chromosomes. Genetics 41 : 382 - 395.

GORENFLOT, R., et COUDREC, H., 1965. Developpement de la photostéréosynthèse en microphotographie (Application à la caryologie). Revue de Cytologie et de Biologie végétales 28 : 261 - 276.

HEIMBURGER, M., 1962. Comparaison of chromosome size in species of Anemone and their Hybrids. Chromosoma 13 ; n° 3 : 328 - 340.

HEITZ, E., 1931a. Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nucleolen. Planta 12 : 775 - 844.

JENKIN, T.J., 1924. The artificial hybridization of grasses. Bull. welsh. Pl. Breed. Sta. ser. H. 2 : 5 - 34.

JENKIN, T.J., 1933. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. I. Initial crosses. J. Genetics. 28 : 205 - 264.

JENKIN, T.J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVI. Lolium perenne and Festuca pratensis with references to Festuca loliacea. J. Genet. 53 : 379 - 441.

JOYNER, J.F., and WILSON, F.D. 1964. Diagnostic characters in Sansevieria. Inheritance in an interspecific hybrid. J. Hered., 55 : 39 - 43.

KEMPTHORNE, O., 1957. An introduction to Genetics Statistics. New York ; John Wiley & Sons 545 pp.

KNOLL, J., 1929. Künstliche Kreuzung von Grässern und die Erkennung von Gräserbastarden an der Anatomie ihres Blattquerschnittes. Pflanzenbau, 5 : 250 - 255.

LAMOTTE, M., 1948. Introduction à la Biologie quantitative. Paris, Masson & Cie., 369 pp.

LAMOTTE, M., 1965. Cours de Génétique des Populations. (D.E.A.)

LEFORT, G., 1965. Cours de Statistique mathématique. (D.E.A.)

LEVAN, A., 1937. Cytological studies in the Allium paniculatum group. Hereditas 23 : 317 - 370.

L' HERITIER, Ph., 1954. Traité de génétique : Tome I : le mécanisme de l'hérédité, Génétique formelle. Paris, Presse Universitaire.

LHOAS, P., 1956. Recherches cytogénétiques sur les Solanumes. Analyse statistique des chromosomes et relation phylogénétique. Trav. Biol. de L'Inst. J.B. CARNOY (Belgique), 67 : 357 - 368.

LIGHTY, R.W. and PLAISTED, R.L., 1960. The evaluation of the sources of variations in preparation of a Karyotype of a clone. Cytologia, 25 : 1 - 7.

LINEHAN, P.A., MERCER, S.P., 1933. Fluorescence of Lolium seedling in ultraviolet light. Nature, 131 : 202 - 203.

LOQUIN, M., POLICARD, A., BESSIS, M., 1957. Traité de microscopie, 1 vol. Paris, Masson et Cie., 608 pp.

MATHAN, D.S. and COLE, R.D., 1964. Comparative biochemical study of two allelic of a gene affecting leaf-chape in the tomato. Amer. J. Bot. 51, n° 5 : 560 - 566.

Mc LEOD, A.M. and Mc CORQUODALE, H. 1958. Trisaccharides of Lolium and Festuca. Nature, 172 : 815 - 816.

MEURMAN, O. and THERMAN, E., 1939. Studies on the chromosomes morphology and structural hybridity in the genus clematis. Cytologia, 10 : 1 - 14.

NAVASHIN, M., 1934. Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetics problems. Cytologia, 5 : 169 - 203.

NETTANCOURT, D. (de) and GRANT, W.F. 1964. Gene inheritance and linkage relationships on interspecific diploïd hybrids closely related to Lotus corniculatus L. Canad. J. Genet. Cytol., 6 : 277 - 287.

PETO, F.H., 1933. The cytology of certain intergeneric hybrids between Festuca and Lolium. J. Genet., 28 : 113 - 156.

PRAT, H., 1960. Vers une classification naturelle des Graminées. Bull. Soc. Bot. France, 107 : 32 - 79.

RANCKEN, G., 1954. Zytologische Untersuchungen an einigen wirtschaftlich wertvollen Wiesengräsern, mit besonderer Berücksichtigung von strukturellen Abweichungen in dem Chromosomenkomplement. Acta Agral. Fennica, 29 : 1 - 96.

REBISCHUNG, J., 1951. Etude des populations de Ray-grass et du mode de la transmission de deux caractères dans le genre Lolium. Ann. I.N.R.A. Série B. (Amel. des Pl.), 1, n°4 : 497 - 547.

REBISCHUNG, J., 1952. Etude du mode de la transmission de trois caractères chez Lolium sp. VIe Congré International des herbages. Pennsylvania Stat college, 17 - 23 Août 1952.

RESENDE, F., 1937. Uber die Ubiquität der SAT-Chromosomen bei den Blütenpflanzen. Planta, 26 : 757 - 807.

RESENDE, F., 1940. Uber die Chromosomenstruktur in Mitose der Wurzelspitzen. II. SAT-Differenzierungen, Spiralbahn und Chromonemata. Chromosoma, 1 : 486 - 520.

REUSCH, J.D.H., 1959a. The nature of the genetic differenciation between Lolium perenne and Festuca pratensis. South Afr. J. Agric. Sci., 2 : 271 - 283.

REUSCH, J.D.H., 1959b. Embryological studies on seed development in reciprocal crosses between Lolium perenne and Festuca pratensis. South Afr. J. Agric. Sci., 2 : 429 - 445.

RIBBANDS, C.R., 1941. Meiosis in Diptera I. J. Genetics, 41 : 411 - 442.

SASAKI, M., 1960. Observations on the modifications in size and shape of chromosome due to technical procedure. Chromosoma, 11 : 514 - 522.

SNEDECOR, G.G., 1956. Statistical Methods Applied to Experiments in Agriculture and Biology, 5th Ed. Ames. Iowa. Iowa State College press.

STEBBINS, G.L., 1950. Variation and evolution in plants. New York. Columbia Univ. Press., 643 pp.

STEBBINS, G.L., 1956. The development anatomy of perennial ray-grass (Lolium prenne L.). N.Z.J. Sci. and Technol., A, 37 : 484 - 504.

SWAYNE, G., 1790. (Cité par JENKIN, 1933), Gramina Pascua.

SWEZY, O., 1935. Somatic chromosomal variation in the root-tips in crepis. Cytologia, 6 : 266 - 269.

SYBENGA, J., 1959. Some sources of error in the determination of chromosome length. Chromosoma, 10 : 355 - 364.

THERMAN - SUOMALAINEN, E., 1949. Investigation on secondary constrictions in Polygonatum. Hereditas, 35 : 86 - 108.

THOMAS, P.T., 1937. The cytology of certain interspecific and intergeneric hybrids in the Lolium Festuca group. Thesis submitted for Ph. D. degree, Univ. of WALES. Typescript in welsh Plant Breeding Stat. Library.

TJIO, J.H. and LEVAN, A., 1950. The use of oxyquinoleine in chromosome analysis. Anal. Est. Exp. Aula. Dei., 2 : 21 - 64.

TURCOTTE, E., 1958. A cytogenetic study of certain translocation intergrosses involving the same chromosomes in maize. Ph. D. Thesis, Univ. Minnesota. Minneapolis. (Diss. Abs. 19 : 25 - 26).

VALDEYRON, G., 1961. Génétique et Amélioration des Plantes. Paris J.B. BAILLIER & Fils Editeurs.

VESSEREAU, A., 1950. Méthodes statistiques en Biologie et en Agronomie. Paris J.B. BAILLIER & Fils Editeurs.

WATKINS, P. and WHITE, W.J., 1964. The inheritance of anthocyans in rye (Secale cereale L.). Canad. J. Genet. Cytol., 6 : 403 - 410.

WINKLER, H., 1938. Ein interessanter Fund von wildwachsendem Lolium perenne L. nebst einem aus demselben erhaltenen, spontanen Bastard mit Festuca pratensis Huds. (= F. loliacea Curt.) in der Provinz Angermanland in Nordschweden. Avec appendice de AKERBERG, E. - The chromosome numbers in the hybrid and its parents. Bot. Not., 440 - 457.

WOODFORD, A.H., 1935. The inheritance of a substance in the roots of seedling hybrid derivatives of Lolium perenne L. × Lolium multiflorum Lam. causing a fluorescence reaction visible in filter-paper by screened ultraviolet light. J. Linn. Soc. London, 50 : 141 - 151.

o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o-o

D E U X I E M E T H E S E

-:-:-:-:-:-:-:-:-:-

Propositions données par la Faculté :

" Etude génétique et cytogénétique des polyploïdes."

Vu et approuvé :

Paris, le 16 Mai 1966

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc. ZAMANSKY

Vu

et Permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie

de Paris,

Jean ROCHE